Über
Heliotropismus der Stengelknoten.

Inaugural-Dissertation

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Leipzig

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Rudolf Schreiter

aus Dresden.

ACAD. BIBLIOTHEK

Weida i. Th.
Druck von Thomas & Hubert
Spezialdruckerei für Dissertationen
1909.

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Sektion auf Grund der Gutachten der Herren

Pfeffer und **Chun.**

Leipzig, den 19. Juni 1909.

Der Procancellar.

Köster.

Meinem lieben Vater in Dankbarkeit
zugeeignet.

Die Versuche zur vorliegenden Arbeit wurden im Botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet,

Herrn Geheimen Rat Professor Dr. Pfeffer

meinen herzlichsten Dank auszusprechen für alles, was ich ihm im allgemeinen, wie bei Ausführung dieser Arbeit im besonderen schulde.

Inhalt.

		Seite
I.	Einleitung	7
II.	Methodik	9
III.	Heliotropismus der in Normalstellung wachstumtätigen Stengelknoten	11
IV.	Heliotropismus der in Normalstellung ausgewachsenen Stengelknoten	20
V.	Verhalten von Tradescantia	31
VI.	Zusammenfassung	42
VII.	Tabellen	45
VIII.	Literaturverzeichnis	62

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545810_0027

I. Einleitung.

Als Knoten bezeichnet man gemeinhin bestimmte Partien des Stengels, die sich dadurch von den Internodien unterscheiden, daß sie längere Zeit wachstums- und reaktionsfähig bleiben. Oft sind diese Knoten schon äußerlich an ihrem kurzen, gedrungenen Bau ohne weiteres zu erkennen, doch brauchen sie nicht immer eine derartig formale Gestaltsdifferenz aufzuweisen.

Nachdem schon frühzeitig festgestellt war, daß das Wachstum im Internodium[1]) meist ungleichmäßig in der Weise verläuft, daß das obere oder das untere Ende das stärkste und am längsten anhaltende Wachstum besitzt, brachte die Arbeit Griesebachs (I) in vieler Beziehung eine wertvolle Bereicherung unsrer Kenntnis vom Wachstum der Stengel. Dieser Forscher (S. 267) stellte unter anderem fest, daß es Stengelglieder gibt, bei denen am oberen und unteren Ende Wachstum durch Streckung schon gebildeter Zellen oder durch Neubildung von Zellen eingeleitet wird, indem sich an den oben genannten Stellen immer wieder neue Gewebe bilden, die als interkalare Vegetationszonen längere Zeit hindurch tätig sind. Diese Partien liegen meist an der Basis des Internodiums. Bei den Gräsern stellen sie außerordentlich weiche, meristematische Zonen dar, die von der sie umschließenden Blattscheide geschützt werden. Ihr unterster Teil bildet bei den Gräsern in der Regel allein die aktive Bewegungszone, indessen ist es auch möglich, daß Internodialbasis und Blattscheide zusammenwirken, was für einige Gräser hinsichtlich der geotropischen Krümmung von Barth (I, S. 33) und Pfeffer (II, S. 391) nachgewiesen ist. Hier sollen ausschließlich die „Blattscheidenknoten" Berücksichtigung finden. Im anatomischen Bau zeigen diese Gras-

[1]) Zitierte Literatur siehe Pfeffer (III.) S. 11.

gelenke denselben Grundtyp. Während in der übrigen Blattscheide Sklerenchymstränge anzutreffen sind, folgt im Blattscheidengelenk auf die Epidermis sofort das stark turgeszente, dünnwandige Parenchymgewebe, das von Gefäßbündeln mit dicken Collenchymsträngen durchzogen wird. Im besonderen sei hiermit auf die Arbeit von Lehmann (I) verwiesen, in welcher der anatomische Bau der Grasknoten neuerdings behandelt ist. Bei den übrigen Knotenpflanzen liegen die Verhältnisse insofern anders, als der aktive Teil bei der Bewegung allein dem Internodium angehört, also einen eigentlichen „Stengelknoten" bildet, die dünne Blattscheide aber, wofern sie überhaupt vorhanden ist, keine Funktionsfähigkeit besitzt. In der Regel sind auch diese Achsenknoten an der Basis des Internodiums gelegen, nur Galeopsis tetrahit und Mimulus luteus bilden von den untersuchten Pflanzen eine Ausnahme, weil sich bei ersterer die Bewegungszonen am oberen Internodiumteil befinden, bei letzterer Spitze und Basis der Internodien an ihrer Bildung beteiligt sind. Aus der Arbeit von Rützow (I), der die Anatomie der Stengelknoten zum Gegenstand einer genaueren Untersuchung gemacht hat, geht hervor, daß auch diese Partien entsprechend den Blattscheidengelenken bei den Gräsern aus turgeszentem Parenchym mit starken Collenchymsträngen bestehen, während verdickte Zellformen, Sklerenchym und Bastfasern, die vorzüglich im Stengelinternodium anzutreffen sind, meist fehlen. Näher darauf einzugehen, muß ich mir versagen.

Da die heliotropischen Krümmungen[1]) der Knoten durch entsprechend geleitetes Wachstum zustande kommen, so folgt daraus, daß mit dem Erlöschen des Wachstums die Befähigung zur heliotropischen Krümmung verloren geht, die indessen durch besondre Reizung, wie wir später sehen werden, von neuem hervorgerufen werden kann.

Aus diesem Grunde wollen wir im ersten Teile dieser Arbeit zunächst den Heliotropismus der in Normalstellung wachstumtätigen Knoten behandeln, wobei die Frage aufgeworfen werden soll, ob das Wachstum mit der heliotropischen Reaktion beschleunigt wird.

---

[1]) Ausgeschlossen von der Betrachtung blieben die heliotropischen Krümmungen der Variationsgelenke, die vermutlich durch Turgorwechsel erzielt werden.

Weiterhin wird im 2. Teile auf die Knoten eingegangen, die in Normalstellung das Wachstum beendet haben. Zuletzt soll das Verhalten von Tradescantia bei äußeren Eingriffen untersucht werden.

Von vornherein sei bemerkt, daß als erster Knoten der jüngste, zutage tretende, dem Gipfel am nächsten liegende bezeichnet wird. Als 1. Internodium gilt demnach das jüngste, entwickelte Sproßstück, auf welches nach oben die unentwickelten Internodien folgen, welche die Sproßspitze bilden.

II. Methodik.

Mein Versuchsmaterial bestand zum Teil aus Topfpflanzen, zum Teil aus abgeschnittenen Stengelstücken. Die Topfpflanzen wurden im Freien, beziehentlich im Gewächshause gezogen und kamen vor den Versuchen mehrere Tage in normaler Stellung auf den Tellerklinostaten, der, wie die übrigen Apparate, im Südhause des Instituts Aufstellung fand. Die Stengelstücke wurden sofort nach dem Abschneiden in dem weiter unten beschriebenen dampfgesättigten Raume zum Versuche bereit gehalten.

Zur Erzielung einer einseitigen Beleuchtung der in Normalstellung befindlichen Pflanzen bediente ich mich der bekannten heliotropischen Kammern, die an der Vorderseite offen, an der hinteren Fläche mit einer Tür versehen waren. Durch die vordere Öffnung, die je nach Größe der verwandten Objekte mit schwarzem Karton verringert wurde, fiel natürliches Tageslicht ein. Zu einigen, wenigen Versuchen im Dunkelzimmer benutzte ich das elektrische Licht einer Tantal- beziehentlich Quecksilberlampe,[1]) die 50 resp. 75 cm von den Vorderseiten der heliotropischen Kammern entfernt Aufstellung fanden. Zwischen der Lichtquelle und den Versuchssprossen wurde eine Küvette aufgestellt, die mit Wasser gefüllt war, das von Zeit zu Zeit erneuert wurde.

[1]) Abgebildet bei Pfeffer, Abh. d. K. S. G. der Wissensch., Math.-phys. Klasse XXX, III, 1907 „Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane", S. 293.

Um die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft zu eliminieren, verwandte ich, soweit eingewurzelte Pflanzen untersucht wurden, einen bezw. zwei elektrisch betriebne Klinostaten. Ein Motor setzte durch Transmissionsriemen die Klinostatenachsen in Bewegung. Bei Vorschaltung einer Glühlampe von 10 Kerzenstärken wurde eine einmalige Umdrehung der Klinostatenachse in etwa 8 Minuten ausgeführt. Durch Anbringung großer, schwarzer Kartonscheiben hinter den am Ende der Klinostatenachse befindlichen Topfhaltern wurde eine genügend einseitige Beleuchtung erzielt. Damit ein Herausfallen der Erde während der Rotation möglichst vermieden wurde, band ich alle Töpfe oben mit Gaze zu. Dann wurden sie mit Hilfe von Bast derart in den Topfhaltern befestigt, daß die Sproßachsen der Pflanzen senkrecht gegen die Klinostatenachse gerichtet waren. Somit wurde die geotropische Reizwirkung aufgehoben, während die heliotropische Wirkung zur Geltung kam, da konstant immer dieselbe Seite des Sprosses der einseitigen Beleuchtung ausgesetzt war. In gleicher Weise wurden die abgeschnittenen Stengelstücke an der Rotationsachse fixiert. Die mit diesen Objekten angestellten Versuche mußten, um die Transpiration herabzusetzen, im dampfgesättigten Raume vorgenommen werden. Zu meiner Verfügung stand ein großer, viereckiger Kasten, dessen Glasfenster, mit Ausnahme der Vorderfläche, mit schwarzem Papier überzogen waren. Der Apparat tauchte mit seinem unteren Teil in ein Holzbassin ein, dessen Boden mit feuchtem Sand bedeckt war. Die eine Seitenwand war mit einer gut schließenden Türe versehen, während die der Vorderwand gegenüberliegende Fläche in halber Höhe eine kreisrunde Öffnung besaß, durch welche die Horizontalachse eines Pfefferschen Klinostaten eingeführt wurde. An ihrem freien, durch ein Stativ unterstütztem Ende, das sich nunmehr direkt hinter der vorderen, beleuchteten Glaswand befand, wurden die Stengelstücke mit Hilfe von Moos (Sphagnum) oder an kleinen Torfwürfeln befestigt.

Um Versuche im Dunkeln anzustellen, brauchte nur ein größerer, schwarzer Karton über den Glaskasten gestülpt zu werden. In diesem Raume konnten gleichzeitig mit den Klinostatenversuchen die geotropischen Kontrollversuche vorgenommen werden. In den an einer Seite aufgeschichteten, feuchten Sand wurden die Stengelstücke

horizontal eingesteckt. Oft benutzte ich auch einen verschließbaren Zinkkasten, an dessen einer Seite der Sand zu einem Walle aufgeworfen war.

Die Zuwachsmessung wurde nach der bei Pfeffer (III, S. 24) angegebenen Methode vorgenommen. Sie bestand darin, daß auf den antagonistischen Flanken eines jeden Knotens zwei bzw. mehrere Tuschemarken mittelst eines feinen Pinsels aufgetragen und ihr Abstand zu Beginn und zu Ende des Versuchs gemessen wurde. Dies geschah bei größeren Objekten mit Hilfe eines Papierstreifens, auf dem sich eine Millimeterskala befand. Dieser wurde an den durch die Tuschestriche markierten Enden angelegt. Zur genaueren Ermittelung des Zuwachses in den Knoten verwandte ich ein horizontales Mikroskop mit großem Gesichtsfeld. Bei jedem Versuch dieser Art ist der betreffende Wert eines Teilstriches im Mikrometer angegeben.

Als Maß der heliotropischen Krümmung eines Knotens benutzte ich den Richtungsunterschied der zwei in ihm zusammenstoßenden Internodien. Die Feststellung der Größe der Krümmung erfolgte mit Hilfe von Kartonquadranten, auf denen die Gradbogen in Winkelgraden von 5^0 zu 5^0 aufgetragen waren.

III. Heliotropismus der in Normalstellung wachstumtätigen Stengelknoten.

(Versuch 1—25.)

Was die Literatur anbelangt, so liegen nur wenig Angaben über Heliotropismus an Stengelknoten vor. Unter anderem hat Briquet (I, S. 74) einen heliotropischen Versuch mit Galeopsis tetrahit angestellt, der in der Arbeit über „Monographie du genre Galeopsis“ mitgeteilt wird. Auf die Untersuchungen Rotherts (I, S. 1), der an einigen Knotenpflanzen eine heliotropische Reizleitung nachwies, werden wir noch an andrer Stelle zu sprechen kommen. Weitere Angaben finden sich bei Wiesner (I, Teil II, S. 32—35), der verschiedentlich darauf hinweist, daß die geotropische Aufrichtung der mit Stengelknoten versehenen Pflanzen im Lichte rascher vor sich geht als im Dunkeln.

Zunächst galt es, allgemein festzustellen, inwieweit die von den genannten Autoren beobachtete heliotropische Eigenschaft der Knoten Geltung hat. Diese Frage läßt sich von vornherein nicht entscheiden, da entweder die heliotropische Eigenschaft im Knoten gar nicht ausgebildet zu sein braucht oder die Krümmung aus irgend einem Grunde unterdrückt wird.

Es ist ohne weiteres verständlich, daß nur solche Knoten heliotropische Krümmungen vollführen, die das Wachstum noch nicht beendet haben. Ausgewachsene Knoten sind zu heliotropischen Bewegungen in der Regel nicht mehr befähigt. Doch können diese durch besondere Reizung zu erneutem Wachstum veranlaßt werden, womit die Fähigkeit zur Reaktion wieder erlangt wird. Bezüglich der heliotropischen Empfindlichkeit dieser Knoten verweisen wir auf das im IV. Teile dieser Arbeit Gesagte.

Zu heliotropischen Krümmungen waren befähigt die Knoten von: Tradescantia fluminensis hort, zebrina hort, virginica L.; Commelina benghalensis L.; Tinantia fugax Scheidw.; Cyanotis nodiflora hort; Galeopsis ochroleuca Lmk., tetrahit L.; Galium mollugo L., purpureum hort; Rubia tinctorum L.; Asperula odorata L.; Mercurialis annua L., perennis L.; Mimulus luteus L.; Mirabilis Ialapa; Geranium silvaticum L., pratense L., sanguineum L.; Melandryum macrocarpum Boiss.

Heliotropisch unempfindlich waren die Knoten von: Dianthus bannaticus L.; deltoides L.; Silene otites L.; Stellaria holostea L.; Cerastium tomentosum L.; Erodium moschatum Willd; Polygonum orientale L., bistorta L.; Rumex britannicus L., obtusifoleus L.; Crassula spathulata hort.

In der Regel wirken mehrere Knoten zusammen, die den Sproß in die phototropische Gleichgewichtslage führen. Häufig wird dabei die Hauptarbeit vom 2.—4. Bewegungsknoten geleistet, was stets bei den Vertretern der Commelinaceen beobachtet wurde. Doch ließ sich immer nur von Fall zu Fall entscheiden, welche in Normalstellung wachstumtätigen Knoten speziell bei der heliotropischen Krümmung beteiligt waren.

Erklärlich erscheint es, daß bei den Knotenpflanzen eine Arbeitsteilung in der Weise eintreten kann, daß sich die Internodien neben den Knoten an der heliotropischen Krümmung beteiligen. Da die

Internodien relativ rasch in Dauerzustand übergehen, so kann es sich hierbei nur um Zonen jüngeren Ursprungs handeln, die in ihrer ganzen Länge im Streckungswachstum befindlich sind. Diese Arbeitsteilung war vorzüglich zu sehen bei den Rubiaceen und Geraniaceen, während bei den Commelinaceen und Galeopsis-Arten allein die Knoten an der heliotropischen Bewegung beteiligt sind. Übrigens hebt schon Rothert (II, S. 385) die Aktivität der jungen Internodien von Galium purpureum bei der heliotropischen Reizkrümmung hervor.

Viel wichtiger ist die aus den Versuchen sich ergebende Tatsache, daß Pflanzen mit heliotropisch unempfindlichen Knoten phototropische Bewegungen in den jungen Internodien vollführen. Dieses Verhalten zeigten besonders Stellaria holostea, Cerastium tomentosum, Erodium moschatum und Crassula spathulata, und zwar waren es vorzugsweise die drei jüngsten Internodien, seltner das vierte Internodium, die an der heliotropischen Bewegung beteiligt waren.

Vorausgesetzt, daß die Knoten geotropisch krümmungsfähig sind, ist die heliotropische Endstellung der in aufrechter Lage beleuchteten Pflanzen durch die Wirkung von Licht und Schwerkraft bedingt, während am Klinostaten allein der heliotropische Effekt zur Geltung kommt, wenn das Licht die senkrecht zur horizontal liegenden Rotationsachse befestigten Objekte dauernd einseitig trifft. In dieser Weise stellte zuerst H. Müller-Thurgau (I, S. 76) seine Versuche mit Keimpflanzen an, wobei er nachwies, „daß der Geotropismus bei verschiedenen Pflanzen in verschieden starkem Grade der heliotropischen Krümmung entgegenwirkt.“ An einigen, wenig empfindlichen Keimpflanzen vermochte Wiesner (I, S. 55) bei der gleichen Versuchsanstellung am Klinostaten einen heliotropischen Effekt zu erzielen, der in Normalstellung nicht eintrat. Die Ansicht dieses und andrer Autoren, daß bei stark heliotropischen Pflanzenteilen der Geotropismus so gut wie gar nicht vorhanden ist, also gleichsam eine Stimmungsänderung im Geotonus der Pflanze beim Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus stattfinde, hat Guttenberg (I, S. 193) in einer in neuester Zeit erschienenen Arbeit widerlegt.

Bei meinen Versuchen in Normalstellung und am Klinostaten beobachtete ich, daß sich die am Klinostaten befindlichen Knoten eher

heliotropisch krümmten als die in Normalstellung befindlichen. Wie aus den Versuchen (1—7) hervorgeht, war schließlich die Krümmung der rotierenden Knoten einiger Objekte beträchtlicher als in der aufrechten Lage. Weitere Schlüsse lassen sich indessen nur auf Grund genauer Wachstumskontrolle ziehen.

Wie dieses Wachstum bei der heliotropischen Reaktion verläuft, ist eine besondere Frage, deren Beantwortung wir uns nunmehr zuwenden wollen. Die positiv heliotropische Nutationskrümmung kommt durch entsprechend geleitetes Wachstum derart zustande, daß die der Lichtquelle zugewandte Fläche langsamer wächst, während die abgewandte Flanke eine Beschleunigung im Vergleich zu jener erfährt. Das gleiche Gesetz gilt natürlich auch für die in Normalstellung wachstumtätigen Knoten. Als Mittelzone bezeichnet man dabei diejenige gedachte Linie, welche das arithmetische Mittel zwischen der Länge der konkav und konvex werdenden Flanke darstellt. Das Wachstum dieser Mittellamelle kann nun bei der heliotropischen Krümmung konstant bleiben, eine Beschleunigung oder eine Verlangsamung erfahren. Nach den Wachstumsmessungen von Müller-Thurgau (I, S. 69) und Sachs (I B, S. 440) dürfte das Mittelwachstum bei der heliotropischen Krümmung im allgemeinen eine Verlangsamung erfahren. Umgekehrt zeigt gerade das Verhalten der Stengelknoten vieler Pflanzen, daß die geotropische Krümmungsbewegung mit einer ansehnlichen Beschleunigung im Zuwachs der Mittellinie verbunden sein kann. (G. Luxburg I, S. 431).

Bevor wir auf die betreffenden heliotropischen Versuche zu sprechen kommen, müssen wir einige erläuternde Worte vorausschicken. Wo nichts besonderes angegeben, sind die Versuche mit intakten Sprossen ausgeführt worden. Bei den Messungen war ein Verletzen der Blattscheide oft nicht zu vermeiden, die stets dann teilweise abpräpariert werden mußte, wenn sie den zu messenden Gelenkknoten umhüllte. Ebenso wurden mitunter bei Dicotyledonen einige Blätter des Blattquirls der betreffenden Internodialbasis entfernt, um die Tuschemarken besser anbringen zu können. Die Versuche 7—13 beziehen sich auf das Wachstum und die heliotropische Krümmung in der Normalstellung, die von 14—18 auf das Wachstum und die Reaktion am Klinostaten. Weiterhin sind einige vergleichende

Versuche (19—23) mit demselben Objekt in Normalstellung und am Klinostaten unter denselben Bedingungen ausgeführt worden. Die jeweilige Länge der gemessenen Zone ist in Teilstrichen der Okularskala des Horizontalmikroskops angegeben. Ein Teilstrich war gleich 0,02 mm. Der Zuwachs wurde auf der Konkav- und Konvexseite abgelesen, daraus die Mittelzone berechnet und, um einen Vergleichswert zu besitzen, ihr jeweiliger Zuwachs in % für 10 Stunden ausgedrückt. Bei der Zeitangabe sind nur die Stunden berücksichtigt worden. Das Verfahren war derart, daß zunächst der Knoten einige Zeit lang in Normalstellung bzw. am Klinostaten bei allseitiger Beleuchtung gehalten und danach sein Zuwachs registriert wurde. War bereits die große Wachstumperiode überschritten, so wurde der Sproß der einseitigen Beleuchtung ausgesetzt. In den Tabellen ist dies durch ein der Zeitangabe in Klammern zugefügtes Ausrufezeichen kenntlich gemacht. Es handelte sich bei allen Versuchen darum, festzustellen, in welcher Weise das Wachstum der Mittellinie bei der Reaktion verläuft.

Von den Monocotylen wurden die Knoten einiger Commelinaceen untersucht. Diese dürften die heliotropische Krümmung in der Normalstellung mit einer geringen Beschleunigung im mittleren Wachstum ausführen (Versuche 7—9). Auch für Galeopsis tetrahit und Galium mollugo wurde das gleiche Verhalten an den Knoten nachgewiesen. Nur fällt am 4. Knoten von Galium mollugo (Versuch 11) auf, daß das Mittelwachstum zunächst beschleunigt, bei längerer Exposition aber stark verzögert wird. Besonderes Interesse beansprucht der Versuch mit dem 3. Knoten von Dianthus bannaticus (Versuch 13), weil daraus hervorgeht, daß trotz weiter bestehenden, allerdings stark abnehmenden Wachstums eine heliotropische Reaktion nicht eintrat. Es werden uns noch mehrere solcher Fälle begegnen, deren Besprechung wir in Verbindung mit den Grasknoten behandeln wollen.

Wenden wir uns den Klinostatenversuchen zu, so haben wir vorerst in Kürze auf die von Graf Luxburg (I, S. 437—440) angestellten Messungen an Knoten bei Vermeidung der einseitigen Schwerewirkung durch die Rotation einzugehen. Eine sehr starke Beschleunigung im mittleren Wachstum der Knoten wurde nach diesen Versuchen bei Tradescantia fluminensis beobachtet, während

bei Tradescantia virginica eine solche Beschleunigung nicht eintrat. Ein weiterer Fall von Wachstumsbeschleunigung wie bei Tradescantia fluminensis wurde nicht nachgewiesen. Vielmehr kam Graf Luxburg (l. c. S. 440) sehr häufig zu dem Resultat, „daß Gelenke, die in der Normalstellung noch mehr oder weniger wachstumstätig waren, auf dem Klinostaten das Wachstum einstellten." Diese Bemerkung führe ich deshalb an, weil sie in Übereinstimmung mit einigen meiner Beobachtungen steht, bei denen trotz einseitiger Beleuchtung eine Wachstumskrümmung nicht beobachtet wurde, sondern vielmehr das Wachstum am Klinostaten ständig abnahm (Versuche 17 und 18). Hingegen zeigen die Versuche mit den Knoten von Tradescantia virginica, Galium purpureum und Mirabilis Jalapa (Versuche 14—17), daß die heliotropische Krümmung am Klinostaten unter einer, wenn auch nicht beträchtlichen, so doch bemerkbaren Beschleunigung im Wachstum der Mittellinie verläuft.

Aus diesen Untersuchungen ist nicht zu erkennen, inwieweit das Verhalten der Knoten am Klinostaten mit der Normalstellung übereinstimmt oder Verschiedenheiten bietet. Dies können nur Versuche entscheiden, bei denen Sprosse derselben Pflanzenart unter denselben Bedingungen einerseits in Normalstellung, andrerseits am Klinostaten der einseitigen Beleuchtung ausgesetzt werden. Aber selbst hier können trotz sorgfältiger Auswahl individuelle Verschiedenheiten das Resultat störend beeinflussen. Am augenscheinlichsten dürften noch die Versuche mit dem 3. Knoten von Tradescantia virginica, Tinantia fugax und Galeopsis tetrahit (Versuche 19—21) zeigen, daß die heliotropische Krümmung am Klinostaten mit einer stärkeren Beschleunigung im Mittelwachstum verläuft als in der Normalstellung. Bei Galium mollugo (Versuch 22) fällt auf, daß das Wachstum der Mittelzone zwar in Normalstellung erheblich beschleunigt wird, am Klinostaten aber ziemlich konstant bleibt. Dem Versuch 24 mit Geranium silvaticum ist ohne weiteres zu entnehmen, daß das mittlere Wachstum in Normalstellung verlangsamt wird, dabei aber eine heliotropische Krümmung ausgelöst wird. Dagegen nimmt das Wachstum des Knotens am Klinostaten ständig ab, weshalb eine heliotropische Krümmung unterbleibt. Es ließe sich wohl denken, daß durch die Rotation am Klinostaten eine

Störung im Wachstum hervorgerufen werden kann, die zur Folge hat, daß dieses schließlich sistiert wird. Indessen sind uns mit Ausnahme der bereits erwähnten Beobachtung von Graf Luxburg keine solchen Fälle bekannt. Vielmehr ergaben Untersuchungen von Elfving (I) und Schwarz (I, S. 53), daß eine Veränderung der Wachstumsschnelligkeit nicht eintrat, wenn Keimpflanzen oder Sporangiumträger von Phycomyces in horizontaler Lage am Klinostaten gedreht wurden. Auch ist bei den vorliegenden Versuchen zu beachten, daß es sich hier nur um Knoten mittleren Alters handelt, die ihr Wachstum in Normalstellung fast beendet haben.

Wenn aber trotz weiter bestehenden Wachstums eine heliotropische Krümmung ausbleibt, so darf daraus nicht gefolgert werden, daß überhaupt die heliotropische Sensibilität nicht vorhanden ist, sondern daß nur deshalb eine Krümmung unterbleibt, weil die Reaktionsfähigkeit fehlt. Diese pflegt sich immer erst mit einer gewissen Entwicklung einzustellen. Der geringen Reaktionsfähigkeit möchten wir es überhaupt zuschreiben, weshalb die heliotropische Krümmung der Knoten nicht so stark ausfiel, wie man es von vornherein erwarten sollte. Die Aktionsfähigkeit wurde bedeutend erhöht, wenn ich an Stelle der im diffusen Lichte gezogenen Objekte etiolierte Sprosse zum Versuche wählte. Nach den Untersuchungen von Müller-Thurgau (I, S. 91) erwiesen sich Stengel, die einige Zeit vor Beginn des Versuchs im Dunkeln standen, empfindlicher gegen einseitige Beleuchtung, als solche, die vorher allseitiges Licht erhielten. Andrerseits ergaben Beobachtungen von Wiesner (I, S. 9), „daß wachstumfähige, völlig etiolierte Organe von großer oder mittlerer heliotropischer Empfindlichkeit bei schwacher, allseitiger Beleuchtung heliotropisch empfindlicher wurden." Ich führe einen einzigen Versuch mit Melandryum macrocarpum an, aus dem hervorgeht, daß die heliotropische Krümmung des 3. Knotens am Klinostaten eine viel beträchtlichere nach derselben Zeit ist als in der Normalstellung (Versuch 25).

Von Wichtigkeit erscheint es festzustellen, inwieweit sich der Heliotropismus der Stengelknoten dem Geotropismus anschließt oder Verschiedenheiten bietet. Untersuchungen über den Geotropismus wachstumtätiger Stengelknoten sind besonders von Barth (I) und Graf Luxburg (I, S. 431) vorgenommen worden. Aus den Mit-

teilungen des erstgenannten Autors läßt sich nur allgemein ersehen, daß meist die beste geotropische Krümmung in den Knoten mittleren Alters realisiert ist, während die jüngeren keine geotropische Bewegung vollführen (I, S. 10.). Genauere Messungen über die Veränderung des Wachstums bei der geotropischen Krümmung im Vergleich zur Normalstellung hat Graf Luxburg (l. c.) ausgeführt, die zeigen, daß die geotropische Krümmung mit einer starken Beschleunigung im Wachstum der Mittellinie verläuft. Dies gilt in gleicher Weise für die Gelenkknoten der Commelinaceen wie für diejenigen der dikotylen Pflanzen. Die größte Beschleunigung wurde bei Galium rubioides beobachtet, bei dem die Wachstumgeschwindigkeit des 5. Knotens einen fast 17mal so großen Wert erlangte als in der Normalstellung. Die konkav werdende Flanke erfuhr meist bei der Krümmung eine Verkürzung, die mitunter recht beträchtlich ausfiel.

Bei meinen vergleichenden Versuchen kam es nicht darauf an, die bei der geotropischen Krümmung erhaltenen Resultate nachzuprüfen, sondern nur um festzustellen, ob gleichaltrige Knoten heliotropische und geotropische Fähigkeiten in sich vereinen oder diese Eigenschaften getrennt von einander vorkommen können. Es ist ohne weiteres klar, daß es für die Pflanzen vorteilhaft sein muß, die ihnen zusagende Stellung möglichst rasch zu erlangen. So ist es nicht auffallend, daß sehr häufig beide Fähigkeiten, Heliotropismus und Geotropismus im Knoten vereint sind. In der Normalstellung wirken zwar heliotropische und geotropische Effekte einander entgegen, doch kann die Aufrichtung horizontal liegender oder in der Inverslage befindlicher Sprosse unter Mitwirkung des Heliotropismus viel rascher erfolgen als im Dunkeln. Es läßt sich dies sehr leicht beobachten, wenn man einen Teil der Versuchssprosse im Dunkeln allein der einseitigen Reizwirkung der Schwerkraft aussetzt, die zweite Versuchsreihe aber unter den gleichen Bedingungen einseitig beleuchtet. Dieses Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus zeigen besonders gut die Vertreter der Commelinaceen, welche die helio- wie geotropische Krümmung vorzugsweise im 3.—5. Knoten vollführen. Schon Wiesner (I, S. 32—34) hebt hervor, daß die Hängesprosse von Tradescantia zebrina und virginica sich nicht

nur stets nach der Lichtseite aufrichten, sondern im Lichte viel energischer als im Dunkeln emporstreben. Nach den Beobachtungen dieses Autors geht ebenso die Aufrichtung der Stengel an den Knoten bei Dianthus-, Galium- und Asperula-Arten im Lichte rascher vor sich als im Dunkeln (l. c., S. 32), woraus zu schließen ist, daß sich das Knotengewebe dieser Pflanzen positiv heliotropisch verhält. Daß dies der Fall ist, haben wir für die Knoten einiger der genannten Pflanzen nachgewiesen. Besonderes Interesse beansprucht vielleicht noch ein von Wiesner angeführter Versuch mit Impatiens balsamina (l. c., S. 33). Wurde nämlich der eine zweier möglichst in gleicher Entwicklung befindlicher Sprosse vertikal aufrecht, der andere vertikal abwärts gerichtet aufgestellt und beide nun in gleicher Weise einseitig beleuchtet, so gewahrte man, daß sich die aufrechte Pflanze nur wenig gegen das Licht hin krümmte, während die umgekehrte Pflanze eine viel stärkere Krümmung zeigte.

Aus den angeführten Beispielen erhellt ohne weiteres, daß das Zusammenwirken der beiden tropistischen Fähigkeiten für eine zweckmäßige Orientierungsbewegung von Vorteil sein muß. Bei alledem ist aber zu beachten, daß eine Arbeitsteilung auch in der Weise Platz greifen kann, daß die jüngeren Knoten besser heliotropisch, die älteren mehr vom Geotropismus bevorzugte Zonen sind. Ein Beispiel möge das erläutern. Legt man etwa einen Sproß von Coleus spec. horizontal, während man einen zweiten am Klinostaten dauernd einseitig beleuchtet, so wird man nach 3 Tagen finden, daß die geotropische Krümmung des ersten Sprosses vorzüglich vom 4. und 5. Knoten geleistet wird, während die heliotropische Krümmung des am Klinostaten befindlichen Objekts im 2. und 3. Knoten realisiert ist. Lassen sich schon hierin Verschiedenheiten erkennen, so treten sie noch viel markanter hervor, wenn man den Verlauf der heliotropischen mit der geotropischen Reaktion vergleicht. Da ergibt sich, daß zweifellos der heliotropische Prozeß im Knoten meist langsamer verläuft, als der geotropische Reizvorgang, denn eine geotropische Krümmung machte sich im Knoten schon nach relativ kurzer Exposition bemerkbar, während ein heliotropischer Effekt am Klinostaten nach der gleichen Zeit nicht eintrat. So ist es auch nicht weiter verwunderlich, daß, wie bereits festgestellt, das Wachstum der mittleren Zone bei der geotropischen

Krümmung unter einer stärkeren Beschleunigung verläuft als bei der heliotropischen.

Offenbar brauchen nicht bei allen Knoten dieselben Verhältnisse obzuwalten. Vielmehr kann es auch vorkommen, daß Bewegungszonen, die sich als geotropisch reaktionsfähig erweisen, zu heliotropischen Krümmungen nicht befähigt sind. Dies war bei meinen Versuchen an den Knoten von Polygonum orientale, Silene otites und Geranium silvaticum zu beobachten (Versuche 17, 18 und 24.) Wenn nämlich diese Sprosse mit heliotropisch unempfindlichen Knoten nach mehrtägiger Exposition im Dunkeln horizontal gesteckt wurden, so zeigten diese nach 2—3 Tagen eine ansehnliche negativ geotropische Krümmung. In gleicher Weise verhielten sich die Knoten der Dianthus-Arten. Somit können also im Knoten heliotropische und geotropische Fähigkeiten unabhängig von einander vorkommen, und es sind diese Versuche Beispiele dafür, daß es spezifisch differenter Sensibilitäten bedarf, um den Lichtreiz oder den Schwerereiz zu perzipieren.

Dabei bleibt die Frage zunächst unentschieden, ob die heliotropische Krümmung nicht zustande kommt, weil die Sensibilität oder weil die Aktionsfähigkeit im Knoten fehlt. Darauf soll bei Besprechung des Verhaltens der Grasknoten zurückgekommen werden.

IV. Heliotropismus der in Normalstellung ausgewachsenen Stengelknoten.

(Versuch 26—38.)

In den bis jetzt behandelten Fällen hatten wir Stengelknoten kennen gelernt, bei denen die heliotropische Krümmung durch einseitige Förderung des bereits in Normalstellung vorhandenen Wachstums zustandekommt. Wie sich die in der Normallage gerade ausgewachsenen Knoten verhalten, soll im folgenden zu zeigen versucht werden. Wenn auch für die Mehrzahl der Stengelknoten feststehen dürfte, daß mit dem Stillstand des Wachstums die Befähigung zur Reaktion verloren geht, so erscheint doch die Frage nicht ungerechtfertigt, ob nicht durch einseitige Beleuchtung ein einseitig gefördertes

Wachstum und damit eine heliotropische Krümmung hervorgerufen werden kann. Hinsichtlich des Geotropismus sind uns verschiedene Fälle bekannt, aus denen hervorgeht, daß das in Normalstellung sistierte Wachstum durch die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft von neuem erweckt wird. Das typischste Beispiel dafür bilden die Grasknoten, die, nachdem sie in der aufrechten Lage das Wachstum relativ rasch beendet haben, in der horizontalen Reizlage zu negativ geotropischen Krümmungen befähigt sind. Ähnliche Verhältnisse dürften bei den von Barth (I, S. 27) untersuchten Stengelknoten von Dianthus bannaticus vorliegen, sowie nach Miehe (I, S. 7) bei den ausgewachsenen Stengelknoten von Tradescantia fluminensis. Des weiteren würden die Beobachtungen an Blättern hier anzuführen sein, deren Stiele schon längere Zeit ausgewachsen schienen und trotzdem die Fähigkeit zum Wachstum und zur heliotropischen Reaktion bewahrten (Pfeffer [III] 651). Natürlich bleibt diese Eigenschaft nicht beliebig lange bestehen, sondern erlischt nach begrenzter Zeit.

Aus meinen Beobachtungen an älteren Stengelknoten von Commelina benghalensis, Cyanotis nodiflora, Tinantia fugax und Tradescantia fluminensis (Versuche 26—28) glaube ich folgern zu dürfen, daß durch einseitige Beleuchtung an gerade ausgewachsenen Knoten ein einseitig gefördertes Wachstum neu induziert und damit eine Krümmung hervorgerufen wird. Wenn auch zuweilen an den älteren Knoten der eben genannten Commelinaceen ein geringer Zuwachs in aufrechter Stellung noch stattfand, so dürfte doch zu Recht bestehen, daß Wachstum in normaler Lage keine notwendige Vorbedingung für die heliotropische und, wie gleich hinzugefügt sei, ebenso für die geotropische Krümmung ist. Nebenbei sei hier bemerkt, daß die von Miehe (I, S. 7) beobachtete Streckung älterer gekrümmter Knoten an hängenden Arten von Tradescantia nur durch Wachstum zustande kommen kann und oft am 4. und 5. oder zuweilen noch älteren Knoten zu beobachten ist, an denen in Normalstellung kein Zuwachs mehr nachgewiesen werden kann.

Ganz anders wie diese Knoten verhalten sich die Gelenke der Gramineen, wenn sie in der Normalstellung der einseitigen Beleuchtung ausgesetzt werden. Schon Kündig (I, S. 26) beobachtete, daß senkrecht in feuchten Sand gesteckte und einseitig beleuchtete Gras-

stücke keine heliotropischen Krümmungen in den Knoten vollführten. Das gleiche Resultat erhielt ich bei meinen Versuchen. In keinem Falle vermochte ich an den Grasknoten, deren Wachstum bekanntlich in normaler Stellung rasch sistiert wird, eine heliotropische Krümmung in dieser Lage zu beobachten. War also in der Normalstellung eine Reaktion ausgeschlossen, so galt es zu untersuchen, wie sich Grasknoten verhalten, die bei ständig einseitiger Beleuchtung senkrecht zur rotierenden Klinostatenachse befestigt sind. Diese heliotropischen Versuche basieren auf den bekannten Resultaten von Elfving (II), die späterhin von Barth (I, S. 33) nachgeprüft und bestätigt worden sind. Als erster wies Elfving nach, daß in Übereinstimmung mit dem Verhalten ausgewachsener Grasknoten in der Horizontallage ebenso am Klinostaten das Wachstum von neuem erweckt wird, wenn man das Objekt um die horizontale Achse dreht. Natürlich muß die in der Horizontallage durch den einseitigen Schwerereiz hervorgerufene Krümmung bei der Rotation wegen allseits gleicher Einwirkung unterbleiben. Dieses besondre Verhalten der Grasknoten, das bisher einzig dasteht, läßt sich nach Pfeffer (III, S. 126 u. 568) am einfachsten dadurch erklären, daß mit dem Wiedererwecken des Wachstums am Klinostaten zugleich die Ausführung der heliotropischen Reizung ermöglicht wird, die zuvor, wegen Mangel der Reaktionsfähigkeit, unterblieb.

Die allseitige Wachstumszunahme rotierender Grasknoten erfolgt in gleicher Weise, wenn die Sproßstücke parallel zur Klinostatenachse, wie bei Elfvings Versuchen, oder vertikal zu dieser befestigt werden, was erklärlich ist, da in beiden Fällen eine jede Flanke dem Reize gleich lange unterliegt. Um aber eine heliotropische Krümmung zu erzielen, müssen die Objekte vertikal zur Klinostatenachse befestigt und konstant einseitig beleuchtet werden. Unter diesen Bedingungen wirken zwei qualitativ verschiedene Reizungen zusammen. Durch den allseitigen Reiz am Klinostaten wird das Wachstum erweckt, während durch den einseitigen Lichtreiz nur die Wachstumsdifferenz der antagonistischen Flanken zustandekommt. Die Beleuchtung erzielt also bei den Grasknoten im Grunde genommen den gleichen Effekt wie bei den in Normalstellung bereits wachstumtätigen Knoten. Dagegen wurde, wie wir vorhin sahen, bei den Knoten der Commelinaceen eine zwei-

fache Wirkung durch einseitige Beleuchtung, Wachstum und Reaktion ausgelöst.

Aus den oben erörterten Gründen muß demnach jederzeit beim Auftreten einer heliotropischen Krümmung am Klinostaten auf ein erneutes Streckungswachstum geschlossen werden, wofern nur festgestellt ist, daß die betreffenden Objekte in Normalstellung kein Wachstum aufweisen und zu heliotropischen Krümmungen in dieser Lage nicht befähigt sind. Andrerseits läßt sich sehr wohl denken, daß trotz Einleitung des Wachstums eine heliotropische Krümmung ausbleibt, da diese Fähigkeit entweder gar nicht ausgebildet ist oder die Reaktion aus irgend einem anderen Grunde unterdrückt wird.

Wenden wir uns nach diesen einleitenden Bemerkungen den eigentlichen Versuchen zu. Die zu den Experimenten im dampfgesättigten Raume verwandten Stengelstücke besaßen meist nur einen Knoten. Besonders wurden solche mittleren Alters bevorzugt, da diese das beste Klinostatenwachstum zeigten. Zu junge Knoten sind für die Rotationsversuche nicht geeignet, während zu alte nicht mehr wachstumsfähig sind.

Zu Beginn der Rotation stellten sich zuweilen im Lichte wie im Dunkeln schwache, unregelmäßige Ausbiegungen ein, die indessen bald wieder verschwanden. Worauf diese Krümmungen zurückzuführen sind, vermag ich mit Sicherheit nicht anzugeben. Doch scheint es, als ob der Ansatz der Blattscheide am Stengel eine gewisse Rolle dabei spielt. Diesem Verhalten möchte ich es zum Teil zuschreiben, daß die heliotropischen Krümmungen der Knoten oft innerhalb erheblicher Grenzen schwankten, da diese nach verschiednen Seiten erfolgenden Ausbiegungen rückgängig gemacht werden mußten. Durch die Klinostatenversuche wurde festgestellt, daß die Knoten der folgenden Gramineen zu heliotropischen Krümmungen befähigt waren: Cinna mexicana L.; Triticum sativum Lam., repens L.; Avena sativa L., orientales L.; Secale cereale L.; Poa nemoralis L., compressa L.; Coix lacryma L.; Bromus mollis L.; Hordeum sativum L.

Trotz des erneuten Klinostatenwachstums unterblieb die heliotropische Reaktion an den Knoten von: Lagurus ovatus L.; Poa annua L.; Koeleria cristata Pers.; Festuca arundinacea Schreb.

Die weitaus besten Reaktionen erzielte ich mit Cinna mexicana. Stengelstücke dieses Grases zeigten schon nach viertägiger Rotation im Knoten ausgezeichnete Krümmungen an (Versuch 29). Da dieses Gras sehr kurze Internodien besitzt, so konnten auch Stengelstücke mit mehreren Knoten zu den Versuchen verwendet werden. Die Gesamtkrümmung der einzelnen Knoten war dann oft so stark, daß sich die freien Enden der Versuchssprosse horizontal, also parallel zum Licht, eingestellt hatten. Von den Getreidearten erwiesen sich die Knoten von Triticum sativum als am besten geeignet (Versuch 33), während die Gelenke von Avena sativa und Secale cereale weniger gute Krümmungen vollführten (Versuch 34 und 35).

Was das Wachstum bei der heliotropischen Krümmung anlangt, so ist aus naheliegenden Gründen leicht einzusehen, daß bei dem raschen Verlauf der Reaktion von Cinna mexicana eine Verkürzung der konkav werdenden Flanke eintrat (Versuch 29), die mitunter gleichfalls bei Poa compressa beobachtet wurde (Versuch 30). Daß sich bei den übrigen Versuchen eine Verlängerung der konkaven Flanke einstellte (Versuch 31—35), ist, abgesehen von anderen Faktoren, meines Erachtens auch dadurch zu erklären, daß die heliotropische Krümmung immer erst nach einigen Tagen der Rotation einsetzte und relativ langsam verlief, bis zu dieser Zeit aber bereits durch den Schwerereiz eine allseitige Wachstumszunahme ausgelöst war. Der Zuwachs der Mittelzone ist bei allen Versuchen immerhin beträchtlich, doch bleibt es eine offene Frage, ob das Wachstum der Mittellinie bei der heliotropischen Krümmung eine Beschleunigung im Vergleich zu denjenigen Grasknoten erfährt, deren Wachstumtätigkeit am Klinostaten ohne Beleuchtung erweckt wird.

Besonderes Interesse beanspruchen diejenigen Versuche mit Grasknoten, bei denen zwar durch die Rotation das Wachstum ausgelöst wird, aber trotz des Wachstums eine heliotropische Krümmung ausbleibt. Dieses Verhalten wurde bei Poa annua beobachtet (Versuch 36). Der 1. Knoten dieses Grases zeigte in Normalstellung einen geringen Zuwachs, während das Wachstum des 2. sistiert war. Am Klinostaten fand erneutes Streckungswachstum statt, aber gleichzeitig traten seitliche Krümmungen auf. Freilich weisen die Knoten von Poa annua, wie gleich hier erwähnt sei, auch zuweilen bei der

geotropischen Krümmung Besonderheiten auf. So hebt Lehmann (I, S. 55) hervor, daß er anormale Pflanzen gefunden habe, bei denen die Rispen entwickelt, die Gelenke aber noch nicht fertig ausgebildet und funktionsunfähig waren. Das indifferente Verhalten des Knotens von Lagurus ovatus (Versuch 37) fällt deshalb besonders auf, weil ein ziemlich ansehnliches Wachstum bei der Rotation ausgelöst wird.

Überblicken wir noch einmal die erhaltenen Resultate, so hatte sich ergeben, daß eine heliotropische Krümmung im Knoten zustandekommen, unter Umständen aber auch trotz des Wachstums ausbleiben kann. Aus der Realisierung der heliotropischen Krümmung folgt, daß alle Glieder der heliotropischen Kette, von der Perzeption bis zur Reaktion, in normaler Weise durchlaufen sind. Die Größe der heliotropischen Krümmung ist aber weiterhin von der Aktionsfähigkeit abhängig. So zeigten uns vorhin verschiedene Versuche mit wachstumtätigen Knoten, daß trotz ansehnlichen Wachstums nur geringe heliotropische Krümmungen ausgelöst wurden, weil offenbar keine genügende Aktionsfähigkeit vorhanden war. Infolge der größeren Aktionsfähigkeit zeigten etiolierte Knoten stärkere heliotropische Krümmungen. Mit dem Stillstand des Wachstums hört im allgemeinen die Bewegungsfähigkeit auf. Sonach ist bei ausgewachsenen Knoten aus dem Unterbleiben einer heliotropischen Reaktion nur zu folgern, daß die Reaktionsfähigkeit verloren gegangen ist. Die sensorischen und duktorischen Prozesse können dabei in gleicher Weise wie vorher ausgelöst werden. Die Perzeptionsfähigkeit ist also eine von der Wachstums- und Reaktionsfähigkeit unabhängige Größe. Daß die Perzeptionsfähigkeit lange Zeit fortbestehen kann, scheint gerade aus meinen Versuchen mit den ausgewachsenen Knoten hervorzugehen, bei denen die Wachstumtätigkeit erst von neuem erweckt und damit eine heliotropische Krümmung ermöglicht wird. Anders verhält sich aber die Sachlage, wenn durch besondre Reizung Wachstum ausgelöst wird und trotzdem eine heliotropische Krümmung unterbleibt. In diesem Falle läßt sich nur sagen, daß entweder die Krümmung deshalb unterbleibt, weil sie nicht mit der nötigen Energie angestrebt wird oder daß überhaupt den betreffenden Objekten eine heliotropische Sensibilität nicht zukommt.

Bei dieser Betrachtung hatten wir nur die Fälle im Auge, bei denen Perzeption und Reaktion lokal zusammenfallen, wie es bei der Mehrzahl der Stengelknoten der Fall sein dürfte. Viel klarer läßt sich die Unabhängigkeit der Perzeptionsfähigkeit vom Wachstum und der Bewegungsfähigkeit an den Objekten nachweisen, bei denen die sensorischen und motorischen Zonen räumlich getrennt von einander liegen. Wiewohl die heliotropische Reizleitung mit Bezug auf die Knotenpflanzen im letzten Teile dieser Arbeit eingehender behandelt wird, so sei es doch hier gestattet, einiger Versuche zu gedenken, aus denen zweifellos hervorgeht, daß in manchen Stengeln, in denen eine heliotropische Reizleitung stattfindet, der eine Pflanzenteil empfindlich, aber nicht reaktionsfähig, der andre reaktionsfähig, aber nicht empfindlich ist. Dies vermochte Rothert (I, S. 174) an verschiedenen Objekten nachzuweisen. So blieb der Cotyledo der Keimlinge von Panicum sanguinale und Setaria viridis auch nach vollkommenem Abschluß des Wachstums noch heliotropisch empfindlich, während das nicht empfindliche Hypokotyl infolge der Reizleitung die Krümmung ausführte. Wahrscheinlich dürfte das gleiche Verhalten dem Cotyledo von Avena sativa zukommen, durch den die heliotropische Krümmungsfähigkeit des Unterteils stark beeinflußt wird. Ein ähnlicher Fall liegt nach Rothert (I, S. 178) bei Galium purpureum vor, auf den später zurückgekommen werden soll. Der Vollständigkeit halber seien die in neuester Zeit ausgeführten Untersuchungen Fittings (III, S. 177) an Graskeimlingen mit streng geschiedner Perzeptions- und Reaktionszone erwähnt, durch die nachgewiesen wurde, daß die phototropische Empfindlichkeit und das Lichtperzeptionsvermögen nicht identisch sind.

Alle die angeführten Versuche Rotherts (l. c.) wie auch diejenigen an Grasknoten sprechen dafür, daß die Perzeptionsfähigkeit unabhängig vom Wachstum und der Reaktionsfähigkeit weiter bestehen bleiben kann. Bei einseitiger Beleuchtung der Grasknoten in der Normalstellung unterbleibt nur deshalb eine Krümmung, weil die Fähigkeit zur Reaktion verloren gegangen ist, die mit der erneuten Auslösung des Wachstums bei der langsamen Drehung am Klinostaten wieder gewonnen wird. Somit würden wir mit Rothert zu dem gleichen Schlusse gelangen, daß wahrscheinlich in den alten, nicht

mehr reagierenden Zonen der heliotropische Prozeß in gleicher Weise verlaufen kann, wie in jungen, reaktionsfähigen Gliedern, mit Ausnahme des letzten Prozesses, der Reaktion. Damit soll nicht gesagt sein, daß die Sensibilität stets weiter bestehen bleiben muß. So geht z. B. die geotropische Sensibilität, welche in der Wurzelspitze lokalisiert ist, mit dem Übergang des embryonalen in Streckungsgewebe verloren (Pfeffer, III, S. 605). Weiterhin werden wir bei Tradescantia sehen, wie durch die Veränderung der Außenbedingungen ein Stimmungswechsel veranlaßt wird, der die heliotropische Reaktion erheblich beeinflußt. Andrerseits ist es aber auch verständlich, daß, ungeachtet der Reaktionsfähigkeit, eine heliotropische Reaktion ausbleiben muß, wenn keine genügende Perzeption stattgefunden hat, was dann eintritt, wenn ein Objekt zu kurze Zeit einseitig beleuchtet wird. Wird aber diese kurze Reizung in bestimmten Zwischenräumen wiederholt, bevor die Wirkungen der vorausgehenden verklungen sind, so muß dadurch erreicht werden, daß sich beide Lichtimpulse in ihrer Wirkung kombinieren. Mit Hilfe dieser Methode ist jüngst von Nathansohn und Pringsheim (I) nachgewiesen worden, daß das Talbotsche Gesetz bei schwacher Beleuchtung innerhalb erheblicherer Grenzen Gültigkeit hat, als bei intensiver.

Offenbar wirkt ein jeder Lichtblitz, wie auch die kürzeste Schwerkraftwirkung tropistisch reizend und die Krümmung unterbleibt nur deshalb, weil die Reizung zu kurz unterhalb der Präsentationszeit war, bei der gerade noch infolge der Erregung eine Nachwirkungsbewegung ausgelöst wird. „Somit kann man aber auch mit vollstem Rechte annehmen, daß auch bei diffuser Beleuchtung eines Stengels in aufrechter Lage, ebenso wie bei der einseitigen Beleuchtung, eine phototropische Reizung hervorgerufen wird, die Krümmung aber, genau so wie bei der Drehung des Stengels an der horizontalen Rotationsachse, deshalb ausbleibt, weil eine jede Reizung durch eine antagonistische kompensiert wird." (Pfeffer, III, S. 569.) Immer vorausgesetzt, daß das betreffende Objekt seine Perzeptionsfähigkeit bewahrt, wird demgemäß auch bei raschester Klinostatendrehung die phototropische und geotropische Reizung nicht aufgehoben. Daß die Pflanzen auch bei sehr schneller Rotation auf dem Klinostaten geotropisch gereizt werden, geht aus den Untersuchungen Fittings (I, S. 327) mit Sicherheit

hervor. Auch bei Grashalmen genügten schon sehr kurze Zeiträume zur Wahrnehmung der Perzeption.

Die Tatsache, daß die Grasknoten nur dann zu heliotropischen Krümmungen befähigt sind, wenn die Wachstumtätigkeit am Klinostaten wieder angeregt wird, zwingt zu dem Schluß, daß im Freien die Möglichkeit einer heliotropischen Reaktion nur dann geschaffen werden kann, wenn die Gräser durch irgend eine Störung aus der normalen Gleichgewichtslage herausgekommen sind. Allein in diesem Falle würden sich die geotropischen und heliotropischen Effekte addieren. Diese Bemerkung führt uns aber dazu, zu untersuchen, inwieweit beide Fähigkeiten vereint oder getrennt vorkommen. Wir können uns hier dabei kurz fassen, da wir diese Frage bereits bei den wachstumtätigen Knoten erörtert haben. Nach den Untersuchungen von Barth (I, S. 31) und Sachs (I, S. 206) erleidet die konkav werdende Flanke der Grasknoten bei der durch den einseitigen Schwerereiz hervorgerufenen Wachstumtätigkeit eine Verkürzung und Kompression, die bei sehr dicken Knoten (wie Mais) sehr beträchtlich sein kann, bei weniger starken Knoten aber geringer ausfällt, so daß die neutrale Lamelle sehr nahe bei der konkaven Flanke liegt. Genauere Messungen hinsichtlich der geotropischen Krümmung der Grasknoten finden sich in der Abhandlung von Pfeffer (I) „Über Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen".

Zweifellos können beide Fähigkeiten, Heliotropismus und Geotropismus, auch hier vereint in ein und demselben Knoten vorkommen, was sich bei den von mir angestellten Versuchen daraus ergab, daß gleichaltrige Knoten desselben Objekts ebenso am Klinostaten heliotropische Krümmungen vollführten wie in der Horizontallage geotropische. Bei derartigen Versuchen fiel sofort wieder auf, daß der geotropische Prozeß bedeutend rascher durchlaufen werden muß als der heliotropische, denn die horizontal gesteckten Grasstücke hatten spätestens nach 2 Tagen die geotropische Endstellung erreicht, während an den am Klinostaten befindlichen Objekten eine Reaktion nicht eingetreten war. Wurden relativ schwach heliotropisch gekrümmte Knoten der Getreidearten nach der Drehung horizontal in feuchten Sand gesteckt, so bewirkte die einseitige Reizwirkung der Schwerkraft, daß die bis dahin schwach gebeugten Knoten sich rasch geotropisch weiter

krümmten. Offenbar wird die geotropische Krümmung der Grasknoten mit einer ganz anderen Intensität angestrebt, als die heliotropische am Klinostaten. Somit würde es, was bis jetzt noch nicht festgestellt, aber wahrscheinlich ist, erklärlich sein, daß bei der geotropischen Krümmung der Grasgelenke eine Beschleunigung im mittleren Wachstum im Vergleich zu denjenigen Grasknoten eintritt, die allein der langsamen Rotation am Klinostaten ausgesetzt werden. Wenn selbst nicht heliotropisch reagierende Knoten z. B. von Lagurus ovatus (Versuch 37) in der Horizontallage nach meinen Versuchen geotropische Krümmungen vollführten, so beweist dies, wie wir bereits bei den wachstumtätigen Knoten dargelegt hatten, aufs neue, daß heliotropische und geotropische Fähigkeiten unabhängig von einander bestehen, sowohl vereint, als getrennt vorkommen können. Es wäre interessant zu erfahren, ob etwa umgekehrt geotropisch nicht krümmungsfähige Grasknoten (cf. Lehmann, S. 54) am Klinostaten zum Wachstum und zu heliotropischen Krümmungen befähigt sind.

Ob sich andere Stengelknoten in gleicher Weise wie die Grasknoten verhalten, ihr in Normalstellung beendetes Wachstum bei der Rotation wieder aufnehmen und bei entsprechender Beleuchtung heliotropische Krümmungen ausführen, ist eine weitere Frage. In dieser Hinsicht unternommene Versuche an ausgewachsenen Stengelknoten verschiedener Pflanzen führten, mit Ausnahme eines einzigen an Asperula odorata, (Versuch 38) zu keinem positiven Resultat. Ein viel komplizierteres Verhalten zeigen die ausgewachsenen Stengelknoten von Dianthus bannaticus, die nach Barth (l. c.) zu geotropischen Krümmungen befähigt sind. Die verschiedenen Resultate von Barth und Graf Luxburg (I, S. 435) sind vermutlich darauf zurückzuführen, daß Graf Luxburg (I, S. 416) mit einer andern Spezies experimentiert hat als Barth. Meine Versuche an ausgewachsenen Knoten von Dianthus bannaticus ergaben in Übereinstimmung mit Graf Luxburg, daß solche Knoten nicht imstande waren, geotropische Krümmungen auszuführen. Statt des einseitig geförderten Wachstums machte sich an der Unterseite eine Anschwellung bemerkbar. Da bei der Rotation am Klinostaten dieses Dickenwachstum allseitig auftrat, so bin ich geneigt, den Schwerereiz als Ursache dieser Bildung anzunehmen.

Im Anschluß an die Grasknoten erscheint es von Wichtigkeit, zu untersuchen, wie sich wachstumtätige Grasinternodien bei einseitiger Beleuchtung verhalten. Das Längenwachstum der Internodien des Grashalms verläuft interkalar und findet nur in einer gewissen Strecke der Internodialbasis statt. Diese meristematischen und weichen Partien werden von der sie umschließenden, festen Blattscheide geschützt. Von vornherein erscheint es fraglich, ob diese zarten Zonen zu heliotropischen Krümmungen befähigt sind. Zu meinen Versuchen verwandte ich das jüngste Internodium von Phalaris canariensis, Setaria italica und Sorghum vulgare. Wurden die vorsichtig präparierten Objekte einseitig beleuchtet, so verließ die Mehrzahl der Versuchspflanzen von Phalaris canariensis die Vertikallage und führte Krümmungen nach verschiedenen Seiten aus. Dagegen zeigten sich von 8 Objekten von Setaria italica und Sorghum vulgare 4 bezw. 6 nach sechstägiger Exposition lichtwärts gekrümmt. Am Klinostaten machten sich bei einseitiger Beleuchtung unregelmäßige Ausbiegungen geltend. Bei solchen Versuchen ist schwer zu entscheiden, ob das Ausbleiben einer Krümmung durch die Sistierung der Perzeptionsfähigkeit oder dadurch verursacht wird, daß die Verbindung mit den reizperzipierenden Geweben aufgehoben wurde. Heliotropische Versuche mit Zea mays oder Saccharum officinarum, bei denen sowohl Blatt- als Stengelknoten geotropisch perzeptionsfähig und krümmungstätig sind, habe ich nicht angestellt.

Betrachten wir den Grashalm als Ganzes, so läßt sich etwa sagen, daß die im Graskeimling vorhandene heliotropische Sensibilität, die bei vielen Objekten vorzüglich in der Spitze ausgebildet ist, mit der Differenzierung in Internodien und Knoten besonders im letzteren lokalisiert wird. Wird dann das Knotenwachstum am Klinostaten neu angeregt, so wird damit die Möglichkeit zur heliotropischen Reaktion geschaffen. Eine gleich schöne Arbeitsteilung ist nach Wiesner (I, S. 59) am Gramineenblatt zu beobachten. Dort wo die Blattspreite in die Blattscheide übergeht, befindet sich ein Gewebepolster, welches in gleicher Weise wie der Knoten bei der geotropischen und heliotropischen Krümmung tätig ist. So bemerkt Wiesner (l. c. S. 59), daß an der Lichtseite der Halme die Spreite früher eine geneigte Lage annimmt, als an der Schatten-

seite, was auf positiven Heliotropismus des genannten Polstergewebes schließen läßt. Diese Beobachtung wurde an den auf der Schattenseite befindlichen Blättern vom Hafer und anderen Gräsern gemacht. Ähnliche heliotropische Wendungen beobachtete ich bei den Blättern von Coix lacryma (Versuch 32), was nebenbei angeführt sei.

Es möge hier noch eine kurze, biologische Notiz angefügt werden. Als Ursache der annähernd südlichen Richtung der Getreideähren hatte De Candolle (I, S. 608) den Wind angenommen, während Wiesner (I, S. 33) das Licht als ursächlichen Faktor ansieht. Nach der Ansicht dieses Autors soll der positive Heliotropismus der Grasknoten das Wenden der Getreidehalme nach dem Lichte ausreichend erklären. Doch scheint dem zu widersprechen, daß die eingenommene Stellung der Getreideähren durchaus keine eindeutig bestimmte ist, sondern oft von der südlichen Richtung mehr oder weniger abweicht.

Da außerdem die Grasknoten in Normalstellung keine heliotropischen Krümmungen auszuführen imstande sind, so dürfte es geboten sein, eher der De Candolleschen Erklärung zuzustimmen. Vielleicht wäre auch die Ansicht nicht ohne weiteres abzuweisen, daß an der Lichtseite eine bessere Ausbildung der Getreidekörner erfolgt und schließlich dadurch ein mechanisches Überhängen der Ähre vornehmlich in dieser Richtung bewerkstelligt werden kann.

V. Verhalten von Tradescantia.

(Versuch 39—53.)

War bei den bisherigen Betrachtungen stillschweigend angenommen, daß sich der gesamte heliotropische Reizvorgang, von der Perzeption bis zur Reaktion, in ein und demselben Knoten abspielt, so soll im folgenden auf die Leitung des heliotropischen Reizes[1]) mit Bezug auf die Knotenpflanzen eingegangen werden. Allgemein läßt sich der Nachweis einer heliotropischen Reizleitung einmal direkt dadurch

[1]) Hier können nur die Arbeiten Berücksichtigung finden, welche die Frage der heliotropischen Reizleitung in bezug auf die Knotenpflanzen behandeln.

führen, daß der in den einseitig beleuchteten Stengelteilen perzipierte Lichtreiz nach verdunkelten Teilen weiter geleitet wird und daselbst eine Krümmung auslöst. Diese Reaktion, die nur so lange stattfindet, als Wachstum vorhanden ist, gibt den alleinigen Beleg dafür, daß der in den oberen Teilen perzipierte Lichtreiz wirklich bis zu der sich krümmenden, dunkel gehaltenen Zone transmittiert worden ist. Weiterhin läßt sich der Beweis indirekt erbringen, indem man zeigt, daß eine Verstärkung der Krümmung in den unteren, selbst perzeptions- und reaktionsfähigen Teilen durch die von oben zugeleiteten Reizimpulse zustande kommt. Offenbar kann der Lichtreiz von jedem Stengelteile, also sowohl dem Internodium, wie dem Knoten perzipiert und fortgeleitet werden. An welcher Stelle dann die Krümmung erfolgt, das hängt von dem Wachstum und der Aktionsfähigkeit der betreffenden Zone ab. Sie wird meist auf den Knoten als den länger wachstumtätigen Teil des Internodiums beschränkt bleiben, doch ist es auch möglich, daß sich das Internodium an der Krümmung beteiligt, sofern dieses noch in Streckung begriffen ist.

Aus Versuchen, die Rothert (I, S. 133) unter anderem an Dahlia variabilis, Linum usitatissimum, Coleus spec. und Galium purpureum anstellte, geht zweifellos hervor, daß sich der heliotropische Reiz von einem Internodium aus durch den Knoten hindurch zum folgenden Internodium fortpflanzen kann. Wenn nämlich z. B. an einem Sproß von Dahlia variabilis nur ein Teil des 1. Internodiums einseitig beleuchtet, der übrige Sproß aber durch Aufschütten von fein gesiebter Erde dunkel gehalten wurde, so zeigte sich nach Beendigung des Versuchs im verdunkelten Teile des 1. und im 2. Internodium eine heliotropische Krümmung. Bei Coleus spec. machte sich dies in auffallender Weise geltend, als die Krümmung in drei verdunkelten Internodien eintrat, in deren unterstem sie den größten Wert erreichte. Von besondrer Bedeutung sind die mit Galium purpureum erzielten Resultate, weil daraus erhellt, daß die heliotropische Reizbarkeit nach dem Abschluß des Wachstums und Verlust der Krümmungsfähigkeit weiter bestehen bleibt, denn die länger wachstumtätige Internodialbasis, der Knoten von Galium purpureum, war zu heliotropischen Krümmungen befähigt, wenn allein der ausgewachsene, apikale Teil einseitig beleuchtet, die übrige Region aber

verdunkelt gehalten wurde. Daß die Perzeptionsfähigkeit unabhängig vom Wachstum und der Reaktionsfähigkeit längere Zeit hindurch bestehen bleiben kann, hatten wir vorhin bei den ausgewachsenen Knoten gesehen, bei denen erst durch allseitige Reizung Wachstum und bei entsprechender Beleuchtung eine heliotropische Reaktion ausgelöst wird, welches Verhalten eben am einfachsten dadurch zu erklären ist, daß die heliotropische Perzeptionsfähigkeit nicht verloren geht, sondern nur keine Aktion eintritt, weil Aktionsfähigkeit fehlt.

In gleicher Weise wie Rothert glaubte Kohl (I, S. 7) eine heliotropische Reizleitung an Tradescantia fluminensis nachgewiesen zu haben. Bei dem einen Versuch beleuchtete er Sprosse bis unterhalb des 3. Bewegungsknotens, dann ließ sich an dem verdunkelten 4. Gelenkknoten nach 6 Tagen eine Krümmung von 18° feststellen. Fand der Lichtabschluß erst unter dem 4. Gelenkknoten statt, so zeigte sich in den verdunkelten, älteren Gelenken eine Krümmung von 14° bzw. 17°. Als Kontrolle diente ein Versuch, in welchem der ganze Sproß bis mit zum 4. Knoten der einseitigen Beleuchtung ausgesetzt war. In diesem Falle vollzog sich die Krümmung viel rascher. Daraus zieht Kohl den Schluß, daß „die Zuleitung eines in den oberen Gelenken perzipierten Lichtreizes nach dem verdunkelten Gelenk stattfindet und eine Krümmung daselbst auslöst", daß aber „dieser Reiz schwächer ist als der direkt auf das Gelenk wirkende Lichtreiz". Vorausgesetzt, daß der Lichtabschluß bei den Kohlschen Versuchen ein vollständiger war, was bei der gewählten Art der Versuchsanstellung zweifelhaft erscheint, so ließe sich aus diesen Resultaten nur allgemein folgern, daß eine heliotropische Reizleitung nach den verdunkelten Gelenken stattfindet, wobei aber offen gelassen werden muß, ob der Lichtreiz in den oberen Gelenken oder etwa in den Internodien perzipiert wird, wie durch Rotherts Versuche dargetan worden ist. Auch die Sproßspitze könnte als perzipierendes Organ in Betracht kommen

Ebenso wie der heliotropische Reiz sollte nach Kohl (I.) der geotropische Reiz in einem jüngeren Gelenkknoten perzipiert, durch das Internodium weiter geleitet werden und im nächsten Gelenk die Krümmungsreaktion auslösen. Die Untersuchungen, die Miehe (I) über diese Frage angestellt hat, führten indessen zu Resultaten, die eine andere Deutung erforderten. Da wir bei der Erklärung unserer

heliotropischen Versuche auf diese Arbeit zurückgreifen müssen, so sei es gestattet, die dort niedergelegten Anschauungen in Kürze hier wiederzugeben, die im wesentlichen darauf hinauslaufen, die geotropische Reizleitung im Sinne Kohls abzulehnen und die durch äußere Eingriffe verursachte Herabsetzung der geotropischen Krümmung als eine Stimmungsänderung der Pflanze zu erklären. Schon bei Nachprüfung der Kohlschen Biegungsversuche ergab sich, daß jedes Gelenk für sich geotropisch empfindlich und reaktionsfähig war. Denn die geotropische Krümmung im 3. Gelenk trat auch ein, wenn sich dieses in horizontaler, das nächst jüngere Gelenk in vertikaler Lage befand. Umgekehrt wurde im 3. Gelenkknoten keine Bewegung ausgelöst, wenn er vertikal stand, in dem horizontal gelegenen 2. Gelenk aber eine Reaktion eintrat. Daraus darf gefolgert werden, daß äußere Eingriffe auf die über einem Gelenkknoten befindlichen Stengelteile nur indirekt den primären geotropischen Reizvorgang beeinflussen. Diese indirekten oder sekundären Reize, die eine Änderung des Stimmungszustandes oder des Tonus verursachen können, nennen wir tonische Reize. Die erste Beeinflussung wurde von Miehe beobachtet, wenn das 2. Internodium durchschnitten wurde. Die Krümmung des folgenden 3. Gelenkknotens wurde dann bei Tradescantia virginica nur etwas herabgesetzt, bei Tradescantia zebrina stark vermindert und bei Tradescantia fluminensis fast ganz aufgehoben. Ein Wundreiz kann nach Miehe diese Hemmung nicht verursachen, vielmehr muß der Anlaß dazu in der Zerstörung der Gewebepartien zwischen den beiden Gelenkknoten vermutet werden. Durch weitere Versuche wurde dargetan, daß die embryonalen Zonen der Knotenplatte von Bedeutung sind und vorzugsweise die Achselknospe in engerer korrelativer Beziehung zum Krümmungsprozeß steht. Wurde der 2. Knoten an der Ausübung seiner normalen Funktionen durch Versetzung in andere Bedingungen, wie Eingipsen, Einwirkung von Kohlensäure, Äther und anderen Agentien gehindert, so zeigte sich auch dann ein Einfluß auf die Krümmungsfähigkeit des 3. Gelenks. Da die geotropische Krümmung desselben sistiert war, wenn durch bloße Quereinschnitte der Zusammenhang der Gefäßbündel aufgehoben wurde, so ist anzunehmen, daß die Wechselwirkung durch die Gefäßbündel als Leitungsbahnen erzielt wird.

Wie für den Geotropismus, lag es nahe, an Tradescantia fluminensis zu untersuchen, ob diesem Objekt eine heliotropische Reizleitung zukommt oder etwa eintretende Veränderungen der heliotropischen Reaktion bei äußeren Eingriffen als Stimmungsänderung gedeutet werden könnten. Es sei im voraus bemerkt, daß die von mir angestellten Versuche an Trad. flum. den Anspruch auf Vollständigkeit in keiner Weise erheben können, da ich leider sehr spät ein geeignetes Versuchsobjekt fand. Auch hielten mich die am Klinostaten bei Licht und im Dunkeln eintretenden Krümmungen in den Knoten zuerst davon ab, dieses Objekt für die heliotropischen Versuche zu verwenden. Bei später unternommenen Versuchen in Normalstellung fand ich, daß sich Trad. flum. nicht physiologisch radiär verhält, sondern einen Transversalheliotropismus gleich einem Blatte zeigt, der bei vielen Sprossen scharf ausgeprägt ist, bei anderen mehr im Dunkeln gezogenen Objekten weniger deutlich hervortritt. Mit Rücksicht auf das gestellte Thema haben wir auf dieses besondere Verhalten nicht näher einzugehen. Erwähnt sei nur, daß die Sprosse mit dorsiventraler Beblätterung stets so orientiert wurden, daß das einseitig einfallende Licht die Blattunterflächen traf. In diesem Falle erfolgte eine starke Krümmung, während bei einseitiger Belichtung der Blattoberflächen, wenn die Sprosse normal gegen das Licht orientiert waren, eine Reaktion unterblieb. Ob bei diesem Verhalten bereits ein Stimmungswechsel mitspielt, der durch die Außenbedingungen verursacht wird und zur Folge hat, daß die ursprünglich parallelheliotropische Orientierung in eine plagiotrope übergeht, muß dahingestellt bleiben. Freilich würde dies die auf Grund der anzuführenden Versuche gemachte Annahme eines Stimmungswechsels bei Wirkung äußerer Eingriffe viel komplizierter gestalten, da in diesem Falle ein solcher schon primär vorliegt, der nur durch äußere Eingriffe auf die Pflanze sich ändern würde.

Auch bei Trad. flum. wirken mehrere Knoten zusammen, die den Sproß in die neue Lichtlage führen. Doch wird die Hauptkrümmung vom 3. Bewegungsknoten geleistet, weshalb bei allen Versuchen nur auf die Reaktion dieses Gelenks Rücksicht genommen worden ist. Hinsichtlich des Wachstums dieses Knotens in Normalstellung befinde ich mich in Übereinstimmung mit Miehe (I, S. 7), der feststellte, daß

zwar Wachstum in aufrechter Stellung vorhanden sein kann, aber keine notwendige Vorbedingung für die geotropische Krümmung zu sein braucht. Das gleiche dürfte für die heliotropische Krümmung zutreffen. Wenngleich der 3. Knoten in Versuch 28 noch einen geringen Zuwachs zeigt, so überzeugte ich mich des weiteren, daß selbst der 4. Knoten, an dem in Normalstellung kein meßbarer Zuwachs nachgewiesen wurde, zu geringen heliotropischen Krümmungen befähigt war. Sonach dürften sich ältere, gerade ausgewachsene Knoten von Trad. Hum. in gleicher Weise verhalten wie solche von Commelina benghalensis und Tinantia fugax.

Zunächst galt es, zu untersuchen, ob eine heliotropische Reizleitung im Stengel von Trad. Hum. stattfindet. Zu Anfang wurde so verfahren, daß der unterste Teil des eingewurzelten Sprosses mit Hilfe feiner, trockener Erde dunkel gehalten wurde. Indessen schien diese Art der Versuchsanstellung den Sprossen zu schaden. Da feuchte Erde offenbar einen zu großen Widerstand bot und auch auf die von Kohl angegebene Weise ein guter Lichtabschluß nicht zu erreichen war, so wählte ich eine andere Methode. Die Blattspreite des 3. Knotens eingewurzelter Sprosse wurde entfernt und das 3. Gelenk mit einem dichten, schwarzen Wattebausch umgeben, der über demselben und unterhalb des 3. Knotens festgebunden wurde. Vorausgesetzt, daß eine heliotropische Reizleitung existierte, mußte bei einseitiger Beleuchtung schließlich eine heliotropische Krümmung im verdunkelten Gelenk ausgelöst werden. Statt dessen trat bei 5 Versuchsobjekten keine Krümmung ein, nur 3 führten eine geringe Bewegung aus, die wohl dadurch zu erklären ist, daß die Verdunklung des 3. Gelenks mit Hilfe des Wattebausches nicht immer ganz erreicht wurde (Versuch 40). Dieser Versuch wurde derart modifiziert, daß abgeschnittene Sprosse in Glasfölbchen mit Wasser gesetzt wurden, die durch schwarzes Papier lichtundurchlässig gemacht waren. Der 3. Bewegungsknoten mit dem Internodialstumpf befand sich im Dunkeln. Dieser mußte ebenfalls durch die von oben her zufließenden Reizimpulse zu einer heliotropischen Krümmung veranlaßt werden. Er blieb indessen bei dieser Versuchsanstellung völlig gerade. Demnach ist eine heliotropische Reizleitung im Sinne Kohls nach dem Ausfall dieser Versuche nicht erwiesen. Vielmehr muß angenommen

werden, daß der gesamte heliotropische Reizvorgang in ein und demselben Knoten verläuft. Der Einwand, daß bei dem oben angegebenen Versuch mit abgeschnittenen Sprossen die Verwundung von Einfluß gewesen sein könnte, ist von der Hand zu weisen, da die in Glaskölbchen befindlichen Kontrollsprosse, die in ihrer ganzen Länge einseitig beleuchtet wurden, gute heliotropische Krümmungen im 3. Knoten vollführten. Weiterhin war es von Wichtigkeit, festzustellen, ob zur Ausführung einer normalen heliotropischen Krümmung des 3. Gelenkknotens tatsächlich die Anwesenheit der nächst oberen Knoten erforderlich ist, wie es Miehe (I, S. 8—11.) für die geotropische Krümmung nachgewiesen hat. Durch einige orientierende Versuche überzeugte ich mich, daß dieser Befund auch für die von mir verwandte Trad. flum. Gültigkeit hat.

Ebenso hat für die heliotropische Krümmung ein Durchschneiden des 2. Internodiums von Trad. flum. zur Folge, daß die Reaktionsfähigkeit des folgenden 3. Gelenkknotens sehr stark herabgesetzt wird (Versuch 41). Doch zeigte mir der nächste Versuch, daß dies auch dann gilt, wenn der Schnitt im 1. Internodium oberhalb des 2. Knotens geführt wird. Sogar das Wegschneiden der Sproßspitze verursachte eine starke Hemmung, während die geotropische Aktionsfähigkeit in diesem Falle nicht alteriert war (Versuch 42). Legte ich die einseitig beleuchteten Sprosse nach 8 Tagen horizontal, so führten sie immerhin noch ansehnliche geotropische Krümmungen bis 40° aus, was beweist, daß die geotropische Aktionsfähigkeit nach Erlöschen der heliotropischen bestehen bleibt. Es ist bemerkenswert, daß sich nur Trad. flum. so empfindlich hinsichtlich der Abhängigkeit des Heliotropismus von dem Vorhandensein des nächst höheren Knoten zeigte, wenigstens vermochte ich bei den übrigen Commelinaceen, von denen außerdem Trad. zebrina, Trad. virginica und Tinantia fugax untersucht wurden, ein derartig auffälliges Verhalten nicht festzustellen. Zwar wird beim Durchschneiden des 2. Internodiums die Krümmung des 3. Knotens stark herabgesetzt, (Versuch 43), doch ist ein solcher Einfluß nicht zu bemerken, wenn der Schnitt weiter oben geführt wird (Versuch 44).

Das Resultat dieser Versuche legte die Möglichkeit nahe, daß die Krümmung auch dann gehemmt würde, wenn das Wegschneiden des Sproßteils nicht über dem Gelenkknoten, sondern unterhalb des-

selben erfolgte. Indessen wurde ein Unterschied in der Krümmung der eingewurzelten und abgeschnittenen Sprosse nicht beobachtet (Versuch 45). Deshalb ist es berechtigt, anstatt mit Topfpflanzen mit abgeschnittenen Stengeln zu experimentieren.

War sonach festgestellt, daß zweifellos das Vorhandensein der oberen Partien für die normale heliotropische Krümmung des 3. Gelenkknotens von Wichtigkeit ist, so galt es, weiterhin zu prüfen, ob der Knotenplatte, an der das Blatt ansitzt, und besonders ihrer Achselknospe eine so große Bedeutung für den heliotropischen Krümmungsprozeß zuzuschreiben ist, wie sie Miehe (I, S. 24 ff.) für die geotropische Reaktion nachgewiesen hat. Bei der Entfernung der Achselknospe des 2. Knotens machte sich ein Einfluß auf die heliotropische Krümmung des 3. Gelenks geltend (Versuche 46 u. 47). Obgleich der Unterschied nicht so deutlich ausfiel, so ließ sich doch eine Differenz in der heliotropischen Krümmung der intakten und der der Achselknospe beraubten Sprosse erkennen. Von geringerer Bedeutung scheint eine ganze oder teilweise Entblätterung auf die Bewegungstätigkeit des 3. Gelenkknotens zu sein. Ein Einfluß war nicht zu bemerken, wenn die Blattspreiten zur Hälfte entfernt wurden. Bei Verlust aller Blattspreiten wurde indessen die heliotropische Reaktion etwas beeinträchtigt (Versuch 48). Die Verwundungen bestanden aus Längs- und Quereinschnitten. Längsschnitte im 2. Internodium waren von verschiedener Wirkung, wenigstens beobachtete ich einmal eine durchschnittliche Krümmung von 46° und bei einer zweiten Versuchsreihe eine solche von 21,7° nach derselben Zeit unter sonst gleichen Bedingungen. Dagegen wurde die heliotropische Reaktion durch Quereinschnitte stark gehemmt. Die Versuchsanstellung war derart, daß das 2. Internodium von Trad. flum. und virginica auf beiden Flanken durch einen bis in die Mitte gehenden Schnitt verletzt wurde. Um ein Umknicken zu verhüten, wurde der Stengel an der Wundstelle zwischen zwei Holzstäbchen fixiert. Die Versuchssprosse zeigten nach 6 Tagen im Durchschnitt eine heliotropische Krümmung von 18,7°, während die Kontrollexemplare von Trad. flum. eine solche von 58,4° aufwiesen (Versuch 51). Ein ähnlicher Erfolg war bei Tradescantia virginica zu beobachten (Versuch 52).

Suchen wir die erhaltenen Resultate zu deuten, so ergibt sich aus schon früher erörterten Gründen, daß eine heliotropische Reizleitung bei Trad. flum. nach dem Ausfall meiner Versuche nicht stattfinden kann, sondern sich vielmehr sämtliche Teilprozesse des heliotropischen Reizvorganges lokal in einem Knoten abspielen. Daß trotzdem ein innerer Zusammenhang zwischen den einzelenen Knoten besteht, scheint mit Sicherheit aus den Versuchen hervorzugehen, bei denen die oberen Sproßteile entfernt waren. Man könnte nun annehmen, daß die Herabsetzung der heliotropischen Krümmung direkt eine Folge des Wundreizes ist. Dagegen sprechen zwei Befunde. Zunächst sieht man bei dieser Annahme nicht ein, weshalb das Wegschneiden des oberen Sproßgipfels bei Trad. flum. die heliotropische Krümmung fast völlig unterdrückt, bei den übrigen Commelinaceen aber von geringerem Einflusse ist. Weiterhin läßt sich die verschiedene Wirkung der Längsschnitte im Internodium nicht in Einklang mit dieser Ansicht bringen. Vielmehr sprechen gerade diese beiden Befunde dafür, daß erst sekundäre Wirkungen der Wunde vorliegen. War dies der Fall, so lag die Vermutung nahe, daß eine anderweitige Störung im normalen Verlauf der Funktionen, hervorgerufen durch mechanische Hemmung, wie Eingipsen, die Krümmung in gleicher Weise beeinträchtigen würde. So hat Fr. Hering (I) gezeigt, daß durch Eingipsen des unteren Teiles eines Keimlings die Wachstumsintensität des oberen, freien Teiles verlangsamt wird. Mit Rücksicht auf diesen Versuch wurde das folgende Experiment angestellt. Vier Sprosse von Trad. flum. wurden derart eingegipst, daß allein der obere Teil in einen vermittelst eines Stativs festgehaltenen Pappkarton gesteckt und dieser dann mit Gips gefüllt wurde. Ein Teil des 2. Internodiums mit dem 3. Gelenk blieb frei. Die Pflanzen wurden 5 Tage in diesem Verbande belassen. Nach dieser Zeit entfernte ich den Gips und setzte die Sprosse einer einseitigen Beleuchtung aus. Innerhalb 4 Tagen hatten die Kontrollexemplare bei sehr günstigem Licht eine durchschnittliche Krümmung von 52,5° ausgeführt, während die Versuchssprosse eine solche von 23° zeigten, die nach weiteren 2 Tagen auf 38,7° stieg. Durch die mechanische Hemmung des Wachstums der oberen Partien wird somit auch die heliotropische Krümmung des 3. Gelenkknotens beeinflußt.

Auf Grund seiner Versuche hatte Miehe (l. c.) den Nachweis geführt, daß die Intaktheit der embryonalen Gewebe des Knotens und ihrer Achselknospe eine Vorbedingung für die normale geotropische Reaktion des folgenden Gelenkknotens ist. Diese Correlation zwischen Embryonalzone und folgendem Gelenkknoten schreibt genannter Autor der Veränderung der Stoffleitungsvorgänge zu, die nach dem Wegschneiden des Sproßgipfels eintritt. Wird nämlich ein Stengel von Trad. flum. in irgend einem Internodium durchschnitten, so wird die Achselknospe des nunmehr obersten Knotens aktiv und wächst aus, um die Funktionen des fehlenden Gipfels zu übernehmen, während der Internodialstumpf abstirbt und schließlich abgeworfen wird.

Untersuchen wir, inwieweit sich die von Miehe vorgetragene Ansicht auf den Heliotropismus übertragen läßt, so hatte sich tatsächlich aus unseren Versuchen ergeben, daß durch Wegschneiden der Achselknospe und Einschnitten in das Knotengewebe die heliotropische Reaktion des folgenden Bewegungsknotens herabgesetzt wird. Indessen zeigt gerade der heliotropische Versuch mit Trad. flum., daß die Reaktion nicht nur dann eine Beeinträchtigung erfährt, wenn der Stengel in dem auf das Gelenk nach oben folgenden Internodium durchschnitten wird, sondern wenn überhaupt die Sproßspitze fehlt. Es würde also bei diesem Objekt die Sproßspitze einen überwiegenden tonischen Effekt ausüben. Wenn wir also, gemäß der schon von Miehe (l. c.) ausgesprochenen Vermutung, dem Vegetationsgewebe des Sproßgipfels einen gleichen, oder vielmehr vorherrschenden tonischen Einfluß einräumen, wie den embryonalen Geweben der einzelnen Knoten, so würden sich die erhaltenen Resultate mit Trad. flum. zwanglos erklären.

Bei diesen Betrachtungen haben wir es unerörtert gelassen, durch welche Bahnen die Correlation zwischen den embryonalen Geweben aufrecht erhalten wird, da wir uns in dieser Beziehung auf Versuche nicht stützen können. Doch war bereits früher erwähnt, daß es durch Miehe (I, S. 41.) wahrscheinlich gemacht ist, daß die Correlation durch die Gefäßbündel erzielt wird, die die Stoffleitung vermitteln.

Auf die weiterhin sich ergebende Frage, ob die Ursache des Stimmungswechsels in einer Beeinflussung der sensorischen oder motorischen Prozesse zu suchen ist, haben wir nicht näher einzugehen.

Da wir über den genaueren Verlauf des heliotropischen Reizvorganges nichts Näheres wissen, „vermögen wir zumeist auch nicht sicher zu entscheiden, ob die Umstimmung auf einer Veränderung in dem primären Perzeptionsakte, oder in irgend einem Gliede der sensorischen Kette, oder in den Bindegliedern zwischen dieser und den auszulösenden motorischen Prozessen beruht" (Pfeffer, III, S. 617).

Wir begnügen uns hier mit der Feststellung der Tatsache, daß die starke Herabsetzung der heliotropischen Reaktion bei Trad. flum. durch einen Stimmungswechsel der Pflanze zu erklären ist, wobei wir aber stets beachten, daß bei Trad. flum. ein Transversalheliotropismus vorliegt. Zu den interessantesten Beispielen von Stimmungswechsel gehört die Veränderung der geotropischen Stimmung durch die Beleuchtung bei den Rhizomen von Adoxa, Circaea, Trientalis u. a., die bei Licht positiv, im Dunkeln aber transversalgeotropisch reagieren, wodurch sie befähigt sind, jederzeit eine entsprechende Tiefenlage im Boden einzuhalten (Stahl 1884). Eine gleiche Veränderung der geotropischen Sensibilität durch das Licht ist für die Ausläufer verschiedener Pflanzen und für einige Seitenwurzeln nachgewiesen worden (Lit. Pfeffer III, S. 615.). Vor allem aber würden hierher die zahlreichen Versuche zu zählen sein, die beweisen, daß die heliotropische Gleichgewichtslage mit der Lichtintensität eine Verschiebung erfährt. Eine derartige Veränderung tritt besonders bei den Schwärmzellen hervor, die sich bei schwacher, einseitiger Beleuchtung positiv phototaktisch verhalten, bei stärkerer Lichtintensität aber umkehren und eine negative Phototaxis zeigen (Pfeffer, III, S. 572). In gleicher Weise verhalten sich höhere Pflanzen, von denen einige erst bei mäßiger, andere erst bei sehr hoher Lichtintensität in die gegenteilige Reaktion umschlagen. Wenn wir beachten, daß die Lichtintensität in der Natur äußerst leicht Veränderungen erfährt (Wiesner, II), so ist es zu verstehen, daß sich die phototrope Gleichgewichtslage leicht ändern kann und mit der Steigerung der Intensität des Lichtes im Freien von der positiv parallelotropen zur plagiotropen Stellung übergeht. Diese Beispiele für den heliotropischen Stimmungswechel mögen genügen. Aus ihnen geht hervor, daß unter Umständen schon eine geringe Änderung der Außenbedingungen eine Umkehrung der Reaktion zur Folge haben kann. Die völlige Unterdrückung der

heliotropischen Reaktion von Trad. tum. nach Verlust der Sproßspitze bei Aufrechterhaltung der geotropischen Krümmung gibt aber weiterhin den Beleg dafür, daß offenbar durch diese Störung eine viel stärkere Verschiebung im Verlauf des heliotropischen Prozesses stattfinden muß als beim geotropischen.

Hatten wir vorhin bei den Knoten gesehen, daß sich geotropische und heliotropische Fähigkeiten nicht bedingen, weil beide Reaktionsfähigkeiten in dem Knoten vereint oder getrennt vorkommen können und deshalb spezifisch verschiedene Sensibilitäten bestehen, so lehrt der eben angeführte Versuch, daß dieselbe Störung die heliotropische Reaktion in höherem Grade beeinflußt, als die geotropische.

VI. Zusammenfassung.

Fassen wir die Resultate kurz zusammen, so hatten wir zunächst allgemein gesehen, daß die Knoten Zonen darstellen, die als länger wachstumtätige Stengelteile zu heliotropischen Krümmungen besonders befähigt sind. Naturgemäß muß mit dem Stillstand des Wachstums die Befähigung zur Reaktion erlöschen. Wenn aber durch besondere Reizung an gerade ausgewachsenen Knoten eine heliotropische Krümmung ausgelöst wird, so tritt uns damit wieder der Erfolg einer Nutationsbewegung entgegen. So ergab sich, daß ausgewachsene Knoten einiger Commelinaceen durch einseitige Beleuchtung veranlaßt werden, eine heliotropische Krümmung auszuführen. Anders verhalten sich die Grasknoten, bei denen erst durch Drehung am Klinostaten ein allseitiges Wachstum neu induziert werden muß und dann bei geeigneter Beleuchtung die Möglichkeit zur heliotropischen Reaktion geschaffen wird. Wie besonders aus dem Verhalten der ausgewachsenen Knoten hervorgeht, wirken notwendig zwei Prozesse bei der heliotropischen Krümmung zusammen. Einmal tritt eine Änderung im Wachstum und ferner eine zur Sproßachse asymmetrische Wachstumsverteilung ein. Das Wachstum der konvex werdenden Flanke erfährt allgemein eine starke Beschleunigung, während im Wachstum der Konkavflanke eine Verzögerung fest-

gestellt wurde. Im besonderen zeigten Wachstumsmessungen an den Knoten, daß im Zuwachs der Mittellinie eine, wenn nicht gerade beträchtliche, so doch bemerkbare Beschleunigung stattfindet. Die zuweilen geringe heliotropische Reaktion beweist, daß offenbar nicht immer die genügende Reaktionsfähigkeit vorhanden ist. Infolge der größeren Bewegungsfähigkeit erweisen sich etiolierte Knoten z. B. von Melandryum macrocarpum zu stärkeren heliotropischen Krümmungen befähigt.

Aus dem Unterbleiben einer heliotropischen Krümmung ist nicht ohne weiteres zu folgern, daß mit der Reaktionsfähigkeit die Sensibilität (Perzeptionsfähigkeit) verloren gegangen ist. Vielmehr deuten die Versuche mit Grasknoten darauf hin, daß die Sensibilität längere Zeit bestehen bleiben kann, die heliotropische Reaktion in der Normalstellung aber nur deshalb unterbleibt, weil die Bewegungsfähigkeit verloren gegangen ist, die natürlich bei allseitig auftretendem Klinostatenwachstum wieder gewonnen wird. In gleicher Weise hatten ja früher die Versuche Rotherts gezeigt, daß bei Stengeln, in denen eine heliotropische Reizleitung stattfindet, die Sensibilität nach Erlöschen des Wachstums weiter bestehen bleiben kann. Die Sensibilität ist also eine von der Reaktionsfähigkeit unabhängige Größe. Weiterhin dürfte aus unseren vergleichenden Betrachtungen hervorgehen, daß heliotropische und geotropische Fähigkeiten im Knoten vereint und getrennt vorkommen können. Für die Aufrichtung horizontal liegender Sprosse ist der Heliotropismus des Knotens von Vorteil, weil unter dessen Mitwirkung die Gleichgewichtslage eher erreicht wird. Im übrigen bestehen schon größere Verschiedenheiten darin, daß im allgemeinen der Geotropismus stärker im Knoten vorhanden ist als der Heliotropismus. Die geotropische Reaktion setzt eher ein und verläuft rascher als die heliotropische Krümmung. Wenn aber, wie wir nachweisen konnten, heliotropische Fähigkeiten im geotropisch reaktionsfähigen Knoten nicht ausgebildet waren, so folgt daraus, daß es bestimmter differenter Sensibilitäten bedarf, um den Lichtreiz oder den Schwerereiz zu perzipieren. Dies ist erklärlich, da die Sensibilitäten meistenteils nur dort vorhanden sind, wo sie nutzbringend sind und deshalb ein Organ, das in bestimmter Weise Heliotropismus zeigt, keinen Geotropismus aufzuweisen braucht. Für die verschiedene Ausbildung beider Tropismen

spricht aber auch die Tatsache, daß die eine Sensibilität modifiziert werden kann. So war der 3. Knoten von Trad. Hum. nach Verlust der Sproßspitze zwar noch gut geotropisch reaktionsfähig: eine heliotropische Krümmung blieb aber aus. Wurden derart heliotropisch nicht reaktionsfähige Knoten horizontal gelegt, so waren sie weiterhin zu geotropischen Krümmungen befähigt. Eine Reizleitung konnte an Trad. Hum. nicht nachgewiesen werden, vielmehr dürften sich die erhaltenen Resultate durch Annahme eines Stimmungswechsels im Sinne von Miehe erklären lassen.

VII. Tabellen.

Zu III. Versuch 1. 12. 6.—20. 6.

8 eingewurzelte Sprosse von Tinantia fugax.

Die in Normalstellung befindlichen Sprosse wurden im Dunkelkasten stets so aufgestellt, daß das Licht einseitig von vorn einfiel, während die am Klinostaten rotierenden Objekte vertikal zur Klinostatenachse befestigt waren, so daß das einfallende Licht konstant ein und dieselbe Flanke traf (siehe Methodik). (Frei beweglich 3 Knoten.) Gemessen Krümmung des 3. Knotens.

Zeit	Normalstellung				Durchschnitt	Klinostatenlage				Durchschnitt
	1	2	3	4		5	6	7	8	
4 Tage	10°	20°	10°	25°	16,3°	30°	8°	25°	40°	25,8°
8 Tage	25°	35°	25°	40°	31,3°	50°	25°	50°	60°	46,3°

Versuch 2. 21. 5.—1. 6.

7 eingewurzelte Sprosse von Cyanotis nodiflora.

Die Hauptarbeit bei der heliotropischen Krümmung leisten der 3. und 4. Knoten.

Alter des Knotens	Normalstellung				Durchschnitt	Klinostatenlage			Durchschnitt
	1	2	3	4		5	6	7	
3	18°	30°	35°	40°	30,8°	45°	50°	35°	43,3°
4	45°	10°	25°	8°	22°	20°	0°	35°	18,3°

Versuch 3. 8. 5.—16. 5.

8 eingewurzelte Sprosse von Galium purpureum.

(5 Knoten.) Die zwei jüngsten Knoten sind zu Ende des Versuchs nicht gekrümmt. Der 5. Knoten zeigt nur bei Objekt 6 und 7 eine geringe Reaktion.

Alter des Knotens	Normalstellung				Durchschnitt	Klinostatenlage				Durchschnitt
	1	2	3	4		5	6	7	8	
3	45°	20°	18°	10°	23,3°	20°	20°	48°	25°	28,3°
4	15°	30°	20°	45°	27,5°	35°	40°	0°	35°	27,5°

Versuch 4. 15. 6.—25. 6.

8 eingewurzelte Sprosse von Galeopsis tetrahit.

Der jüngste Knoten ist an der Krümmung nicht beteiligt.

Alter des Knotens	Normalstellung				Durchschnitt	Klinostatenlage				Durchschnitt
	1	2	3	4		5	6	7	8	
2	40°	25°	25°	15°	26,3°	50°	38°	30°	40°	39,5°
3	15°	20°	30°	20°	21,3°	20°	18°	20°	40°	24,5°

Versuch 5. 27. 5.—4. 6.

6 eingewurzelte Sprosse von Mimulus luteus.

(4 Knoten.) Nach 8tägiger Exposition sind die jüngsten Internodien aller Versuchssprosse erheblich gekrümmt. Bei 2 der am Klinostaten rotierenden Objekte (4 und 6) sind auch die zweiten Internodien schwach beteiligt.

Alter des Knotens	Normalstellung			Durchschnitt	Klinostatenlage			Durchschnitt
	1	2	3		4	5	6	
2	20°	20°	15°	18,3°	20°	40°	10°	23,3°
3	8°	15°	28°	17°	8°	0°	25°	11°

Versuch 6. 8. 5.—16. 5.

6 eingewurzelte Sprosse von Mercurialis perennis.

(3 Knoten.) Jüngster Knoten ist nicht beteiligt.

Alter des Knotens	Normalstellung			Durchschnitt	Klinostatenlage			Durchschnitt
	1	2	3		4	5	6	
2	15°	20°	18°	17,7°	25°	0°	40°	21,7°
3	0°	10°	15°	8,3°	10°	10°	15°	11,7°

a) Wachstum und heliotropische Krümmung in der Normalstellung.

0,02 = 1 Teilstrich. Versuch 7. Beginn 1. 5. 11^{h} V.

Commelina benghalensis.

Um die Tuschemarken besser anbringen zu können, wurde die Blattscheide des zu messenden 2. Knotens teilweise vorsichtig abpräpariert.

2. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
		20 St.	25 St. (!)	31 St. (!)	65 St. (!)
Vorderseite	68,5	4,7	2,9	1,7	1,1
Hinterseite	66,3	5,1	12,4	29,8	19,8
Mittelzone	67,4	4,9	7,65	15,75	10,45
Mittelzone (% für 10 St.)	—	3,6	4,2	6,4	1,7
Heliotrop. Krümmung	—	—	8°	30°	40°

0,02. Versuch 8. Beginn 14. 5. 5h N.

Commelina benghalensis.

3. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
		14 St.	26 St. (!)	47 St. (!)	50 St. (!)
Vorderseite	78,3	1,6	0,5	— 2	— 2,8
Hinterseite	74,5	2,5	9,1	28,8	18,5
Mittelzone	76,4	2,05	4,8	13,4	7,85
Mittelzone (% für 10 St.)	—	1,9	2,3	3,4	1,6
Heliotrop. Krümmung	—	—	5°	15°	25°

0,02. Versuch 9. Beginn 8. 5. 8h V.

Tradescantia zebrina.

2. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		25 St.	26 St. (!)	53 St. (!)
Vorderseite	51,4	6,9	3,8	0,7
Hinterseite	53,8	5,8	10,9	21,1
Mittelzone	52,6	6,35	7,35	10,9
Mittelzone (% für 10 St.)	—	4,8	4,8	3,1
Heliotrop. Krümmung	—	—	8°	25°

0,02. Versuch 10. Beginn 16. 6. 1h N.

Galeopsis tetrahit.

Blätter und Seitensprosse entfernt. Gemessen der an der Spitze des 2. Internodiums befindliche Bewegungsknoten.

2. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
		16 St.	25 St. (!)	33 St. (!)	44 St. (!)
Vorderseite	91,4	4,5	2,9	1,3	— 2
Hinterseite	92,8	3,9	9,8	23,7	33,1
Mittelzone	92,1	4,2	6,35	12,5	15,55
Mittelzone (% für 10 St.)	—	2,9	2,6	3,7	3,1
Heliotrop. Krümmung	—	—	0°	15°	38°

0,02. Versuch 11. Beginn 15. 6. 7h N.

Galeopsis tetrahit.

Blätter des 3. Knotens entfernt.

3. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
		18 St.	21 St. (!)	45 St. (!)	48 St. (!)
Vorderseite	114,3	2,4	2,1	0,9	—1,3
Hinterseite	106,7	2,5	11,7	15,6	14,9
Mittelzone	110,5	2,45	6,9	8,25	6,8
Mittelzone (% für 10 St.)	—	1,2	2,9	1,5	1,1
Heliotrop. Krümmung	—	—	5°	15°	28°

0,02. Versuch 12. Beginn 18. 5. 6h N.

Galium mollugo.

Blätter um den 4. Knoten entfernt.

4. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		14 St.	50 St. (!)	69 St. (!)
Vorderseite	38,1	0,9	2,5	—3,5
Hinterseite	36,1	1,6	21,3	14
Mittelzone	37,1	1,25	11,9	5,25
Mittelzone (% für 10 St.)	—	2,4	6,2	1,5
Heliotrop. Krümmung	—	—	35°	48°

0,02. Versuch 13. Beginn 22. 6. 10h V.

Dianthus bannaticus.

Sproß in der Mitte des 2. Internodiums abgeschnitten. Blattscheide teilweise abpräpariert.

3. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		9 St.	36 St. (!)	49 St. (!)
Vorderseite	75,5	2,5	7,5	4,5
Hinterseite	72,5	3,5	9,5	7
Mittelzone	74	3	8,5	5,75
Mittelzone (% für 10 St.)	—	4,5	3,1	1,4

b) Wachstum und heliotropische Krümmung am Klinostaten.

0,048. Versuch 14. Beginn 12. 5. 6h N.

Tradescantia virginica.

Sproß in der Mitte des 1. Internodiums abgeschnitten. Blattscheide teilweise abpräpariert.

3. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
		14 St.	26 St. (!)	50 St. (!)	54 St. (!)
Vorderseite	80,3	2,6	2,1	1,9	— 2,1
Hinterseite	76,1	3	10,7	29,4	23,3
Mittelzone	78,2	2,8	6,4	15,65	10,6
Mittelzone (% für 10 St.)	—	2,6	3	3,6	1,9
Heliotrop. Krümmung	—	—	—	28°	38°

0,02. Versuch 15. Beginn 17. 6. 3h N.

Galium purpureum.

Intakter Sproß. 2 Blätter des Quirls an der Basis des 3. Internodiums entfernt.

4. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
		16 St.	7 St.	55 St. (!)	87 St. (!)
Vorderseite	51,5	10,7	0,9	5,3	— 1,2
Hinterseite	53,3	9,6	0,5	16,4	27,8
Mittelzone	52,4	10,15	0,7	10,85	13,3
Mittelzone (% für 10 St.)	—	12,1	1,6	3,1	2,1
Heliotrop. Krümmung	—	—	—	15°	40°

0,02. Versuch 16. Beginn 17. 6. 3h N.

Mirabilis Jalapa.

Intakter Sproß. 2 Knoten schwach heliotropisch gekrümmt.

3. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		22 St.	51 St. (!)	70 St. (!)
Vorderseite	67,1	3,5	6,5	3,1
Hinterseite	66,5	3	14,5	29,5
Mittelzone	66,8	3,25	10,5	16,3
Mittelzone (% für 10 St.)	—	2,2	2,8	2,9
Heliotrop. Krümmung	—	—	10°	35°

0,02. Versuch 17. Beginn 12. 5. 6h N.

Polygonum orientale.

Sproßspitze weggeschnitten. Blattscheide des 2. Knotens zurückgebogen.

2. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		16 St.	30 St. (!)	48 St. (!)
Vorderseite	89,4	5,9	3,8	0,5
Hinterseite	90,8	4,9	7,5	1,3
Mittelzone	90,1	5,4	5,65	0,9
Mittelzone (% für 10 St.)	—	3,7	2	0,2

0,02. Versuch 18. Beginn 24. 5. 8h V.

Silene otites.

Intakter Sproß. Blattscheide teilweise abpräpariert.

3. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		8 St.	26 St. (!)	38 St. (!)
Vorderseite	71,3	3,8	8,8	2,7
Hinterseite	72,5	3,9	9,8	3,1
Mittelzone	71,9	3,85	9,3	2,9
Mittelzone (% für 10 St.)	—	6,7	4,7	0,9

c) Vergleichende Versuche in Normalstellung und am Klinostaten.

0,028. Versuch 19. Beginn 28. 5. 9h V.

Tradescantia virginica.

Normalstellung					3. Knoten	Klinostatenlage				
Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs					Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
	6 St.	23 St. (!)	42 St. (!)	47 St. (!)			6 St.	24 St. (!)	42 St. (!)	46 St. (!)
78,6	0,5	1,7	1,9	0,3	Vorderseite	84,4	0,3	0,5	—1,8	—3,2
79,8	0,9	2,3	15,5	25,3	Hinterseite	81,9	0,4	3,7	20,6	31,4
79,2	0,7	2	8,7	12,8	Mittelzone	83,15	0,35	2,1	9,4	14,1
—	1,4	1,1	2,5	3	M. (% f. 10 St.)	—	0,7	1,1	2,6	3,2
—	—	—	8°	20°	Krümmung	—	—	—	25°	45°

0,048. **Versuch 20.** Beginn 28. 5. 9h V.

Tinantia fugax.

Blattscheide fehlt am 3. Knoten.

Normalstellung					3. Knoten	Klinostatenlage				
Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs					Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
	6 St.	23 St. (!)	42 St. (!)	47 St. (!)			6 St.	24 St. (!)	42 St. (!)	47 St. (!)
90,8	0,6	2,1	1,4	—2,4	Vorderseite	79,4	1,1	3,2	4,2	0,9
89,6	1	4,7	12,6	30,8	Hinterseite	80,2	0,7	3,8	26,2	34,1
90,2	0,8	3,4	7	14,2	Mittelzone	79,8	0,9	3,5	15,2	20
—	1,5	1,6	1,8	3	M. (%f. 10 St.)	—	1,8	1,8	4,2	4,3
—	—	—	15°	25°	Krümmung	—	—	8°	25°	50°

0,02. **Versuch 21.** Beginn 15. 6. 7h N.

Galeopsis tetrahit.

Intakte Sprosse. Alle Blätter und Seitensprosse entfernt.

Normalstellung					3. Knoten	Klinostatenlage				
Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs					Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
	18 St.	21 St. (!)	45 St. (!)	48 St. (!)			18 St.	21 St. (!)	45 St. (!)	48 St. (!)
114,3	2,4	2,1	0,9	—1,3	Vorderseite	94,6	1,9	1,3	—1,8	—3,2
106,7	2,5	11,7	15,6	14,9	Hinterseite	95,2	1,7	7,1	22,4	38,6
110,5	2,45	6,9	8,25	6,8	Mittelzone	94,9	1,8	4,2	10,3	17,7
—	1,3	2,9	1,5	1,1	M. (%f. 10 St.)	—	1,1	2,1	2,3	3,3
—	—	5°	15°	28°	Krümmung	—	—	0°	15°	45°

0,02. **Versuch 22.** Beginn 18. 5. 6h N.

Galium mollugo.

Sproßspitze entfernt. 2 Quirlblätter an der Basis des 3. Internodiums entfernt.

Normalstellung					4. Knoten	Klinostatenlage				
Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs					Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
	14 St.	50 St. (!)	69 St. (!)	48 St. (!)			14 St.	50 St. (!)	69 St. (!)	48 St. (!)
38,1	0,9	2,5	—3,5	—2	Vorderseite	44,4	2,1	3,8	—1,4	—3,1
36,1	1,6	21,3	14	9,4	Hinterseite	43,6	1,9	11,8	22,8	10,1
37,1	1,25	11,9	5,25	3,7	Mittelzone	44	2	7,8	10,7	7
—	2,4	6,2	1,5	1,4	M. (%f. 10 St.)	—	3,2	3,4	2,9	2,3
—	—	35°	48°	55°	Krümmung	—	—	10°	40°	55°

0,02. **Versuch 23.** **Beginn 15. 6. 7h N.**

Rubia tinctorium.

Intakte Sprosse. 4 Blätter des Blattquirls an der Basis des 1. Internodiums entfernt.

Normalstellung					2. Knoten	Klinostatenlage				
Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs					Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
	18 St.	21 St. (!)	45 St. (!)	48 St. (!)			18 St.	21 St. (!)	45 St. (!)	48 St. (!)
74,4	4,2	3,1	1,8	2,1	Vorderseite	80,6	5,6	3,9	2,2	0,5
74,6	3,8	5,7	18,4	25,3	Hinterseite	81,4	5,8	4,1	23,2	29,7
74,5	4	4,2	10,1	11,6	Mittelzone	81	5,7	4	12,7	15,1
—	3	2,5	2,7	2,6	M. (% f. 10 St.)	—	3,9	2,1	3,1	3
—	—	—	10°	25°	Krümmung	—	—	—	25°	40°

0,02. **Versuch 24.** **Beginn 24. 5. 8h V.**

Geranium silvaticum.

Stengelstücke mit dem 2.—4. Internodium. Blätter entfernt.

Normalstellung					3. Knoten	Klinostatenlage				
Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs					Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
	14 St.	26 St. (!)	50 St. (!)	54 St. (!)			14 St.	26 St. (!)	50 St. (!)	54 St. (!)
87,2	8,4	10,2	5,9	2,0	Vorderseite	90,6	6,3	7,2	3,9	1,6
88	8,8	10,8	19,3	29,6	Hinterseite	90,2	6,7	6,8	3,1	1,2
87,6	8,6	10,5	12,6	15,8	Mittelzone	90,4	6,5	7	3,5	1,4
—	7	4,2	2,4	2,3	M. (% f. 10 St.)	—	5,1	2,8	0,7	0,2
—	—	—	15°	30°	Krümmung	—	—	—	—	—

0,02. **Versuch 25.** **Beginn 12. 5. 6h N.**

Melandryum macrocarpum.

2 etiolierte, intakte Sprosse. Stärkste Krümmung im 3. Knoten.

Normalstellung					3. Knoten	Klinostatenlage				
Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs					Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs			
	14 St.	26 St. (!)	50 St. (!)	54 St. (!)			14 St.	26 St. (!)	50 St. (!)	54 St. (!)
40,2	4,8	8,2	9,1	3,0	Vorderseite	51,5	6,6	7,4	6,8	2,8
41,2	4,6	14,6	20,1	15,2	Hinterseite	52,8	5,8	11,2	28,4	18
40,7	4,7	11,4	15	9,1	Mittelzone	52,15	6,2	9,3	17,6	10,4
—	8,3	9,7	5,3	2,4	M. (% f. 10 St.)	—	8,5	6,1	5,2	2,3
—	—	—	10°	28°	Krümmung	—	—	—	30°	50°

Zu IV.

0,02. Versuch 26. Beginn 27. 7. 7h V.

Commelina benghalensis.

Intakter Sproß in Normalstellung einseitig beleuchtet. Blattscheide entfernt.

4. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		9 St.	45 St. (!)	54 St. (!)
Vorderseite	45,5	0,2	—1,9	—2,4
Hinterseite	46,9	0	9,3	22,8
Mittelzone	46,2	0,1	3,7	10,2
Mittelzone (% für 10 St.)	—	0,2	1,8	6
Heliotrop. Krümmung	—	—	8°	30°

0,02. Versuch 27. Beginn 24. 6. 8h V.

Tinantia fugax.

Intakter Sproß in Normalstellung einseitig beleuchtet. Blattscheide teilweise abpräpariert.

4. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		10 St.	49 St. (!)	70 St. (!)
Vorderseite	59,4	0,0	—5,4	—3,6
Hinterseite	61,6	0,3	12,6	25,9
Mittelzone	60,5	0,15	3,6	11,15
Mittelzone (% für 10 St.)	—	0,25	1,2	2,5
Heliotrop. Krümmung	—	—	12°	45°

0,02. Versuch 28. Beginn 27. 7. 8h N.

Tradescantia fluminensis.

Intakter Sproß in Normalstellung einseitig beleuchtet. Blattscheide teilweise abpräpariert.

3. Knoten	Anfängl. Länge	Allmählicher Zuwachs		
		14 St.	68 St. (!)	76 St. (!)
Vorderseite	39	0	—3,5	—1
Hinterseite	36	1,0	11	8,5
Mittelzone	37,5	0,5	14,5	9,5
Mittelzone (% für 10 St.)	—	0,95	5,3	3,5
Heliotrop. Krümmung	—	—	20°	35°

0,048. Versuch 29. 18. 6.—26. 6.

5 Stengelstücke von Cinna mexicana

wurden im dampfgesättigten Raume vertikal zur Klinostatenachse befestigt und einseitig beleuchtet. Gemessen Wachstum und heliotropische Krümmung des 3. Knotens.

Nr. des Objekts		1	2	3	4	5
Vor dem Versuch	Vorderseite	30	27	34	32	24
	Hinterseite	28	31	32	35	28
Nach dem Versuch	Vorderseite	25	20	29	27	20
	Hinterseite	65	70	49	55	51
Zuwachs	Mittelzone	16	16	6	7,5	9,5
Heliotropische Krümmung		35°	48°	20°	30°	35°

0,048. Versuch 30. 30. 5.—6. 6.

6 Stengelstücke von Poa compressa

mit dem 2. Knoten. Befestigung an der rotierenden Klinostatenachse die gleiche wie bei Versuch 20. Gemessen Wachstum und heliotropische Krümmung des 2. Knotens.

Nr. des Objekts		1	2	3	4	5	6
Vor dem Versuch	Vorderseite	45	37	48	33	39	34
	Hinterseite	42	38	50	36	42	32
Nach dem Versuch	Vorderseite	40	30	46	35	39	36
	Hinterseite	69	53	68	49	51	35
Zuwachs	Mittelzone	11	4	8	7,5	4,5	2,5
Heliotropische Krümmung		40°	30°	20°	20°	15°	0°

0,048. Versuch 31. 9. 7.—18. 7.

6 Stengelstücke von Bromus mollis an der Klinostatenachse befestigt.

Gemessen Wachstum und heliotropische Krümmung des 2. Knotens.

Nr. des Objekts		1	2	3	4	5	6
Vor dem Versuch	Vorderseite	40	52	38	53	45	48
	Hinterseite	43	50	42	57	49	44
Nach dem Versuch	Vorderseite	62	61	58	73	63	76
	Hinterseite	75	69	83	82	70	89
Zuwachs	Mittelzone	27	14	30,5	22,5	19,5	36,5
Heliotropische Krümmung		35°	8°	30°	20°	10°	15°

0,048. Versuch 32. 20. 7.—27. 7.

4 Topfpflanzen von Coix lacryma[1]) an der Klinostatenachse befestigt.

Gemessen Wachstum und heliotropische Krümmung des 2. Knotens.

Nr. des Objekts		1	2	3	4
Vor dem Versuch	Vorderseite	60	77	80	61
	Hinterseite	65	73	76	64
Nach dem Versuch	Vorderseite	90	100	103	90
	Hinterseite	111	143	126	98
Zuwachs	Mittelzone	38	46,5	37,5	31,5
Heliotropische Krümmung		20°	25°	20°	10°

0,3. Versuch 33. 29. 6.—8. 7.

6 Stengelstücke von Triticum sativum an der Klinostatenachse befestigt.

Gemessen Wachstum und heliotropische Krümmung des 2. Knotens.

Nr. des Objekts		1	2	3	4	5	6
Vor dem Versuch	Vorderseite	58	66	54	46	41	48
	Hinterseite	60	63	57	48	45	50
Nach dem Versuch	Vorderseite	67	71	62	65	60	58
	Hinterseite	88	78	83	71	71	69
Zuwachs	Mittelzone	18,5	10	17	21	22,5	14,5
Heliotropische Krümmung		40°	15°	25°	30°	20°	30°

0,3. Versuch 34. 29. 6.—8. 7.

5 Stengelstücke von Secale cereale an der Klinostatenachse befestigt.

Gemessen Wachstum und heliotropische Krümmung des 1. Knotens.

Nr. des Objekts		1	2	3	4	5
Vor dem Versuch	Vorderseite	55	59	61	56	52
	Hinterseite	59	55	66	59	50
Nach dem Versuch	Vorderseite	70	68	71	70	52
	Hinterseite	80	76	91	77	50
Zuwachs	Mittelzone	18	12	17,5	16	0
Heliotropische Krümmung		10°	15°	25°	10°	0°

[1]) Die Blätter von Coix lacryma zeigten einen ausgeprägten Heliotropismus, wie er sonst bei keinem anderen Versuchsobjekt beobachtet wurde.

0,3. Versuch 35. 19. 6.—29. 6.

4 Stengelstücke von Avena sativa an der Klinostatenachse befestigt.

Gemessen Wachstum und heliotropische Krümmung des 2. Knotens.

Nr. des Objekts		1	2	3	4
Vor dem Versuch	Vorderseite	50	46	54	61
	Hinterseite	52	48	53	64
Nach dem Versuch	Vorderseite	68	54	65	71
	Hinterseite	84	60	75	89
Zuwachs	Mittelzone	15	10	16,5	17,5
Heliotropische Krümmung		20°	18°	10°	25°

0,048. Versuch 36. 30. 5.—3. 6.

4 Topfpflanzen von Poa annua mit drei Knoten.

Nach viertägiger Rotation zeigten die zwei jüngsten Gelenkknoten seitliche Ausbiegungen, in keinem Falle eine heliotropische Krümmung, obwohl sie das Wachstum wieder aufgenommen hatten. Der dritte Knoten wies nur bei Objekt 3 eine geringe Wachstumszunahme auf.

		1. Knoten				2. Knoten			
		1	2	3	4	1	2	3	4
Vor dem Versuch	Vorderseite	23	32	26	37	21	19	25	30
	Hinterseite	25	29	24	34	24	23	24	26
Nach dem Versuch	Vorderseite	29	28	29	32	25	23	28	39
	Hinterseite	36	39	31	42	37?	29	33	35
Zuwachs	Mittelzone	8,5	3	5	1,5	8	5	6	9
Seitlich ausgebogen		r.	l.	l.	v.[1])	r.	l.	r.	g.[1])

Versuch 37. 9. 7.—15. 7.

5 Stengelstücke von Lagurus ovatus mit dem 2. Knoten.

Bei sämtlichen Objekten wies dieser nach sechstägiger Rotation eine allseitige Wachstumszunahme auf, zeigte aber keine Spur einer heliotropischen Krümmung.

Nr. des Objekts		1	2	3	4	5
Vor dem Versuch	Vorderseite	29	25	26	30	22
	Hinterseite	31	28	25	27	24
Nach dem Versuch	Vorderseite	41	30	37	40	30
	Hinterseite	45	33	39	36	33
Zuwachs	Mittelzone	13	5	12,5	9,5	8,5

[1]) Die Ausbiegungen waren ganz unregelmäßig und verliefen nach rechts oder links. Der 1. Knoten von Objekt 4 war schwach nach vorn gekrümmt, während der 2. Knoten gerade geblieben war.

0,048. Versuch 38. 20. 6.—28. 6.

4 Stengelstücke von Asperula-odorata mit dem 5. und 6. Knoten.

Wachstum des 6. Knotens fand in aufrechter Stellung nicht mehr statt und wurde auch nicht durch einseitige Beleuchtung neu induziert. Am Klinostaten trat erneutes, allseitiges Wachstum auf, das bei konstant einseitiger Beleuchtung zu schwachen heliotropischen Krümmungen führte.

Nr. des Objekts		1	2	3	4
Vor dem Versuch	Vorderseite	25	31	28	23
	Hinterseite	28	29	25	25
Nach dem Versuch	Vorderseite	27	28	25	22
	Hinterseite	36	40	32	30
Zuwachs	Mittelzone	5	4	2	2
Heliotropische Krümmung		15°	20°	10°	8°

Zu V. Versuch 39. 20. 6.—28. 6.

8 Topfpflanzen von Tradescantia fluminensis.

In diesem, wie in allen folgenden Versuchen, wurden die Objekte so orientiert, daß das einseitig einfallende Licht die Blattunterflächen der dorsiventral aussehenden Sprosse traf. Gemessen wurde stets die Krümmung des 3. Bewegungsknotens, der bei der heliotropischen Reaktion am meisten beteiligt war.

Zeit	Intakte, eingewurzelte Sprosse								Durchschnitt
	1	2	3	4	5	6	7	8	
2 Tage	10°	0°	0°	20°	0°	25°	0°	10°	8,1°
5 Tage	50°	28°	40°	48°	20°	45°	30°	30°	36,4°
8 Tage	50°	48°	60°	48°	20°	65°	40°	35°	45,8°

Versuch 40. 4. 5.—10. 5.

8 Tradescantia fluminensis.

Die Blattspreite des 3. Knotens wurde entfernt und dieser mit einem dichten, schwarzen Wattebausch umgeben, der über dem Knoten und unterhalb desselben festgebunden wurde. Die Bewegungsfreiheit war nicht gestört, wie ich mich durch geotropische Versuche überzeugte. Gemessen Krümmung des verdunkelten 3. Knotens.

Zeit	1	2	3	4	5	6	7	8	Durchschnitt
2 Tage	0°	0°	0°	0°	0°	0°	0°	0°	0°
4 Tage	8°	0°	8°	0°	10°	0°	0°	0°	3,3°
6 Tage	20°	0°	8°	0°	15°	0°	0°	0°	5,4°

Versuch 41. 15. 6.—23. 6.

7 Sprosse von Tradescantia fluminensis wurden im 2. Internodium durchschnitten und die Wundstelle mit feuchtem Fließpapier bedeckt.

2 Kontrollsprosse unverletzt.

Zeit	Abgeschnitten							Durchschnitt	Unverletzt	
	1	2	3	4	5	6	7		1	2
4 Tage	0°	8°	0°	10°	0°	0°	0°	2,6°	30°	38°
8 Tage	0°	8°	10°	15°	0°	0°	8°	5,9°	48°	55°

Versuch 42. 15. 6.—23. 6.

5 Sprosse von Tradescantia fluminensis wurden oben an der Spitze durchschnitten und die Wundfläche mit feuchtem Fließpapier bedeckt.

3 Kontrollsprosse unverletzt.

Zeit	Spitze abgeschnitten					Durchschnitt	Unverletzt		
	1	2	3	4	5		1	2	3
4 Tage	0°	8°	15°	10°	25°	11,6°	25°	30°	35°
8 Tage	0°	20°	15°	20°	30°	17°	38°	50°	60°

Versuch 43. 15. 6.—24. 6.

4 rotierende Sprosse von Tradescantia virginica wurde im 2. Internodium durchschnitten.

2 Kontrollsprosse unverletzt.

Zeit	2. Internodium durchschnitten				Durchschnitt	Unverletzt	
	1	2	3	4		1	2
4 Tage	10°	0°	0°	8°	4,5°	20°	35°
8 Tage	20°	0°	0°	25°	11,3°	40°	45°

Versuch 44. 15. 6.—24. 6.

5 rotierende Sprosse von Tradescantia virginica wurden oben an der Spitze durchschnitten.

3 Kontrollsprosse unverletzt.

Zeit	Sproßspitze abgeschnitten					Durchschnitt	Unverletzt		
	1	2	3	4	5		1	2	3
5 Tage	25°	40°	20°	38°	10°	26,6°	40°	35°	55°
9 Tage	40°	50°	30°	50°	42°	42,4°	55°	48°	65°

Versuch 45. 15. 6.—24. 6.

8 eingewurzelte Sprosse von Tradescantia fluminensis

a) 4 unterhalb des 3. Knotens abgeschnitten und in kleine Glaskolben gesetzt, die mit Wasser gefüllt waren,

b) 4 als Topfpflanzen intakt belassen.

Zeit	a) Stengelstücke				Durchschnitt	b) Topfpflanzen				Durchschnitt
	1	2	3	4		1	2	3	4	
3 Tage	10°	25°	0°	10°	11,3°	20°	30°	18°	35°	25,8°
6 Tage	38°	45°	0°	48°	32,8°	50°	48°	40°	50°	47°

Versuch 46. 17. 6.—24. 6.

4 Sprosse von Tradescantia fluminensis

wurden der Achselknospe des 2. Knotens beraubt.

4 Kontrollsprosse unverletzt.

Zeit	Achselknospe entfernt				Durchschnitt	Vorhanden				Durchschnitt
	1	2	3	4		1	2	3	4	
4 Tage	20°	8°	15°	10°	13,3°	30°	20°	15°	25°	22,5°
8 Tage	35°	25°	30°	20°	27,5°	40°	55°	25°	60°	45°

Versuch 47. 17. 6.—25. 6.

6 Sprosse von Tradescantia fluminensis

wurden sämtlicher Achselknospen beraubt.

Zeit	1	2	3	4	5	6	Durchschnitt
2 Tage	0°	8°	10°	0°	20°	8°	7,7°
5 Tage	8°	30°	20°	8°	30°	15°	18,5°
8 Tage	10°	40°	25°	8°	30°	20°	22,2°

Versuch 48. 15. 6.—24. 6.

10 Sprosse von Tradescantia fluminensis

a) Hälfte der Blattspreiten } entfernt.
b) Blattspreiten ganz }

Zeit	Hälfte d. Blattspreiten entf.					Durchschnitt	Blattspreiten ganz entfernt					Durchschnitt
	1	2	3	4	5		1	2	3	4	5	
4 Tage	18°	25°	30°	8°	25°	21,2°	25°	10°	8°	10°	15°	13,6°
8 Tage	40°	45°	50°	8°	45°	37,6°	35°	25°	20°	20°	30°	26°

Versuch 49. 26. 6.—2. 7.

6 Sprosse von Tradescantia fluminensis durch einen Längsschnitt im 2. Internodium verwundet.
3 Kontrollsprosse unverletzt.

Zeit	Längsschnitt im 2. Internodium						Durchschnitt	Unverletzt		
	1	2	3	4	5	6		1	2	3
3 Tage	18°	20°	10°	20°	40°	18°	21°	40°	10°	30°
6 Tage	40°	35°	38°	55°	50°	28°	41°	50°	25°	55°

Versuch 50. 26. 6.—2. 7.

7 Sprosse von Tradescantia fluminensis durch zwei Quereinschnitte in das über dem 3. Bewegungsknoten befindliche Knotengewebe verletzt.
2 Kontrollsprosse unverletzt.

Zeit	Quereinschnitte ins Knotengewebe							Durchschnitt	Unverletzt	
	1	2	3	4	5	6	7		1	2
4 Tage	18°	25°	40°	10°	20°	8°	20°	20,1°	30°	40°
8 Tage	25°	40°	60°	25°	30°	20°	40°	34,3°	45°	60°

Versuch 51. 4. 7.—14. 7.

6 Sprosse von Tradescantia fluminensis.

Das 2. Internodium von Tradescantia fluminensis bzw. virginica wurde auf beiden Flanken durch einen bis in die Mitte gehenden Schnitt verletzt. Um ein Umknicken zu verhüten, wurde der Stengel an der Wundstelle zwischen zwei Holzstäbchen fixiert.

Zeit	Quereinschnitte ins 2. Internodium						Durchschnitt	Unverletzt	
	1	2	3	4	5	6		1	2
5 Tage	8°	0°	10°	8°	15°	15°	9,3°	38°	50°
10 Tage	20°	0°	17°	15°	30°	30°	18,7°	65°	55°

Versuch 52. 4. 7.—12. 7.

6 Sprosse von Tradescantia virginica am Klinostaten. S. Versuch 51.
3 Kontrollsprosse unverletzt.

Zeit	Quereinschnitte ins 2. Internodium						Durchschnitt	Unverletzt		
	1	2	3	4	5	6		1	2	3
4 Tage	8°	0°	10°	0°	0°	8°	4,3°	35°	20°	15°
8 Tage	8°	15°	25°	0°	10°	20°	1,3°	50°	40°	45°

Versuch 53. 8. 7.—18. 7.

5 Sprosse von Tradescantia fluminensis

wurden derart eingegipst, daß der ganze obere Teil bis zur Hälfte des 2. Internodiums in einen vermittelst eines Stativs festgehaltenen Pappkarton gesteckt und dieser dann mit Gipsbrei gefüllt wurde. Nach dieser Zeit wurde der Gips entfernt und die Sprosse einseitig beleuchtet.

Zeit	Eingegipst				Durchschnitt	Kontrolle				Durchschnitt
	1	2	3	4		1	2	3	4	
4 Tage	18°	20°	15°	38°	22,8°	65°	40°	35°	70°	52,5°
6 Tage	25°	40°	35°	55°	38,7°	65°	58°	50°	70°	60,8°

VIII. Literaturverzeichnis.

1. Barth (I), Die geotropischen Wachstumskrümmungen der Knoten. Inaugural-Dissertation. Leipzig 1894. S. 27—31.
2. Briquet (I), Monographie du genre Galeopsis. Tome 52 des Mémoires couronnés et Mémoires des Savants étrangers publiés par l'academie royale de Bruxelles 1893. S. 74.
3. De Candolle, Pflanzenphysiologie (Deutsche Übersetzung von Röper, Bd. II). S. 608.
4. Czapek (I), Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. M.-N. Klasse Bd. 104, 1895.
5. Elfving (I), Beitrag zur Kenntnis der Einwirkung der Schwerkraft auf Pflanzen 1880 (Sep. a. Act. Societ. Scient. Tennie).
6. Elfving (II), Verhalten der Grasknoten am Klinostaten. Öfversigt af Finska Vetenskaps Soc. Förhandlingar. Helsingfors 1883—84.
7. Figdor (I), Über Heliotropismus und Geotropismus der Gramineenblätter. Ber. d. deutschen botanischen Gesellschaft 1905, Bd. 23
8. Fitting (I), Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 41, 1905. S. 327 ff.
9. Fitting (II), Die Leitung tropistischer Reize in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 44, 1907.
10. Fitting (III), Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 45, 1908. S. 177 ff.
11. Frank (I), Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1868.
12. Griesebach (I), Beobachtungen über das Wachstum der Vegetationsorgane in Bezug auf Systematik. Wiegmanns Archiv für Naturgeschichte Bd. 9, 1843 und Bd. 10, 1844. S. 267 ff.
13. Ritter von Guttenberg (I), Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 45, 1908. S. 193 ff.
14. Haberlandt (I), Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze 1890.
15. Haberlandt (II), Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter. Leipzig 1905.
16. Fr. Hering (I), Jahrb. für wiss. Bot. 1896, Bd. 29.
17. G. Hering (I), Untersuchungen über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. für wiss. Bot. Bd. 40, Heft 4, 1904.

18. Kohl (I), Die paratonischen Krümmungen der Gelenkpflanzen. Bot. Zeitung 58, 1900. S. 7 ff.
19. Krabbe (I), Zur Kenntnis der fixen Lichtlage der Laubblätter. Jahrb. für wiss. Bot. 1889, Bd. 20.
20. Kündig (I), Untersuchungen über geotropische Krümmungen. Dissertation, Zürich 1886. S. 26 ff.
21. Lehmann (I), Über den Bau und die Anordnung der Gelenke der Gramineen. Dissertation, Straßburg 1906. S. 54 u. 55.
22. Graf Luxburg (I), Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb. für wiss. Bot. 1905, Bd. 41. S. 416—440.
23. Miehe (I), Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Habilitationsschrift 1902. S. 7—41.
24. Müller-Thurgau (I), Über Heliotropismus. Flora 1876. S. 76—91.
25. Nathansohn und Pringsheim (I), Über die Summation intermittierender Lichtreize. Jahrb. für wiss. Bot. 1908.
26. Noll (I), Heterogene Induktion 1892.
27. Noll (II), Über Geotropismus. Jahrb. für wiss. Bot. 1900, Bd. 34.
28. Ohno (I), Über das Abklingen von geotropischen und heliotropischen Reizvorgängen. Jahrb. für wiss. Bot. 1908, Bd. 40.
29. Pfeffer (I), Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. (Unters. aus d. Bot. Inst. in Tübingen II, 1888).
30. Pfeffer (II), Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. 20. Bd. Abh. der math.-phys. Klasse der Kgl. sächs. Ges. der Wiss. Leipzig 1893. XI. Versuche mit Grasknoten. S. 391 ff.
31. Pfeffer (III), Handbuch der Pflanzenphysiologie. 2. Bd. Kraftwechsel. 2. Aufl. Leipzig 1904. S. 24, 126, 568—617.
32. Rothert (I), Über Heliotropismus. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1896. Bd. 7. S. 1, 174—178.
33. Rothert (II), Berichte der bot. Gesellschaft. 10. Bd., 1892. S. 133, 385.
34. Rützow (I), Über Achselknoten. Referat im Bot. Centralblatt 1882. Bd. 9. S. 81.
35. Sachs (I), Längenwachstum der Ober- und Unterseite horizontalgelegter, sich aufwärts krümmender Sprosse. 2. Versuche mit Grashalmen. Arb. d. bot. Inst. in Würzburg. Heft 2, 1872 (I A), Heft 1, 1874 (I B). I B S. 440.
36. Schwarz (I), Der Einfluß der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen. (Unters. aus d. bot. Inst. in Tübingen 1881, Bd. 1, S. 53.
37. Vöchting (I), Über die Lichtstellung der Laubblätter. Bot. Zeitung 1888.
38. Wiesner (I), Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich. Denkschr. d. Wien. Akad. d. Wiss. Teil I, 1878 in Bd. 39, S. 9. Teil II, 1880 in Bd. 43, S. 32—35, 55—59.
39. Wiesner (II), Der Lichtgenuß der Pflanzen. Wien 1907.

Lebenslauf.

Ich, Max Rudolf Schreiter, wurde am 31. Mai 1885 zu Dresden-N. geboren, im ev.-luth. Glauben getauft und erzogen. Zunächst besuchte ich die 4. Bürgerschule meiner Vaterstadt und trat Ostern 1895 in die Sexta des Neustädter Reformrealgymnasiums (Dreikönigschule) ein, die ich Ostern 1904 mit dem Reifezeugnis verließ. Nach Ableistung meines Dienstjahres als Einjährig-Freiwilliger bezog ich Ostern 1905 die Universität Freiburg i. Br., um mich dem Studium der Naturwissenschaften zu widmen. Diesen Aufenthalt vertauschte ich jedoch bereits zu Michaelis desselben Jahres mit dem der Technischen Hochschule zu Dresden. Seit Ostern 1906 bin ich an der Universität Leipzig immatrikuliert.

Vorlesungen und Praktika hatte ich bei den folgenden Herren, denen ich allen zu Dank verpflichtet bin: In Freiburg bei Guenther, Kiliani, Oltmanns, Steinmann, Weismann und Wilckens.

In Dresden bei Dietz, Drude, Geß, Gravelius, Hempel, Kalkowsky, Krause, Reuschel, Schultze und Stern.

In Leipzig bei Chun, Correns, Credner, Hantzsch, Marx, Miehe, Nathansohn, Pfeffer, Volkelt, Wagner, Wiener, Windscheid, Woltereck, Wundt und Zirkel.